



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI FISICA E ASTRONOMIA

Corso di Laurea Specialistica in Fisica

**UTILIZZO DELLE MATRICI RANDOM
NELLO STUDIO DELLA ‘STABILITÀ-COMPLESSITÀ’
DEI SISTEMI ECOLOGICI**

Laureando

Alessandro Spiezia

Relatore

Dott. Samir Suweis

Correlatore

Prof. Amos Maritan

ANNO ACCADEMICO 2016/2017

A *Marco*, perché me l'aveva promesso.

A *Sam*, perché mi ha mostrato (con l'esempio)
che cosa significhi *a. m. d. g.*

In queste pagine c'è un po' di tutti coloro che
questo lungo cammino mi ha fatto incontrare.

E disse Dio brullichino le acque di rettili, gola vivente e uccelli volino sopra la terra il firmamento del cielo. E creò Dio i cocodrilli grandi e ogni gola vivente strisciante di cui brullicavano l'acqua secondo la loro specie e ogni uccello di ala secondo la sua specie e vide Dio che buono. E benedì loro Dio: siate fruttuosi e siate molti e riempite le acque nei mari e gli uccelli si moltiplichino sulla terra. E fu sera e fu mattina giorno quinto. E Dio disse faccia uscire la terra gola vivente secondo la sua specie quadrupedi e rettili e animali di terra secondo la sua specie. E cioè. E fece Dio animali della terra secondo la loro specie e i quadrupedi secondo la loro specie e tutti i rettili della terra secondo la loro specie e vide Dio che buono. (*Gn 1,20-25, traduzione letterale mia 1994*).

Indice

1	Introduzione	1
1.1	Lo studio della dinamica delle popolazioni	1
1.2	Cenni storici	3
1.2.1	Gli inizi: Fibonacci ed Eulero	3
1.2.2	La crescita esponenziale: il modello di Malthus	3
1.2.3	L'effetto logistico: il modello di Verhulst	5
1.2.4	Relazioni intraspecifiche: il modello di Volterra	6
1.3	Obiettivo e struttura della tesi	8
1.3.1	Struttura della tesi	9
2	Stabilità delle comunità ecologiche	11
2.1	Stabilità e autovalori	11
2.1.1	Classificazione dei punti singolari nel piano	13
2.1.2	Il problema in \mathbb{R}^n ed il caso nonlineare	16
2.2	Applicazione ai sistemi ecologici: la Community Matrix	16
2.2.1	Studio qualitativo della CM	19
2.2.2	Approccio con matrici random	22
3	Il modello Lotka-Volterra	25
3.1	Il modello Lotka-Volterra	25
3.1.1	Il caso $2n$ -specie	28
3.2	Modelli a $2n$ -specie con simmetrie speciali	29
3.2.1	Le equazioni p-P con matrice antisimmetrica	31
3.2.2	Il modello competitivo con matrice simmetrica	31
4	Criteri di stabilità per ecosistemi complessi	35
4.1	Studio dei modelli	36
4.1.1	Modello di May	36
4.1.2	Modello preda-predatore	37
4.1.3	Modello competitivo-mutualistico combinato	38
4.1.4	Modelli competitivi e mutualistici separati	39

4.1.5	Diagonali generalizzate	44
4.2	Strutture reali	45
4.2.1	Modello preda-predatore (a cascata e a nicchia)	45
4.2.2	Modello mutualistico (bipartito e bipartito-nestato) . .	46
4.2.3	Modello mutualistico (interazioni asimmetriche)	47
4.2.4	Osservazione conclusiva	48
4.3	Le ‘interazioni deboli’	49
4.3.1	Distribuzioni normale e uniforme a confronto	50
4.3.2	Distribuzione Γ	50
4.4	Il modello generalizzato Lotka-Volterra	53
5	Conclusioni	57
5.1	Uno sguardo d’insieme	57
5.2	Paradosso della complessità-stabilità?	58
5.3	Ulteriori prospettive di ricerca	58
5.3.1	Dinamiche di non-equilibrio	59
5.3.2	Effetto della distribuzione dell’abbondanza delle specie	59
5.3.3	Struttura della rete	60
A	Appendici	61
A.1	Appendice I	61
A.1.1	Autovalori di matrici simmetriche ed antisimmetriche .	61
A.1.2	Autovalori di $U^{-1}AU$ rispetto ad A	61
A.1.3	Condizioni necessarie per la stabilità	62
A.2	Appendice II	63
A.3	Appendice III	64
A.3.1	Circular law e stabilità	64
A.3.2	Elliptic law e stabilità	70
	Bibliography	78

Elenco delle figure

1.1	Modello di Malthus o della crescita esponenziale	4
1.2	Modello di Verhulst o della crescita logistica	5
1.3	Principio di esclusione	7
2.1	Illustrazione della definizione di stabilità	12
2.2	Il caso degli autovalori reali	14
2.3	Il caso degli autovalori complesso-coniugati	15
2.4	Rappresentazione schematica di una rete a tre livelli	21
2.5	Variazione della stabilità al variare della connettività	22
3.1	Ritratto in fase per il sistema Lotka-Volterra	27
3.2	Andamento nel tempo di $H(t)$ e $P(t)$	27
3.3	Caso 2p-2P, autovalori con parte reale nulla	29
3.4	Caso 2p-2P, autovalori con parte reale non nulla	30
4.1	Modello ‘di May’, p-P e mutualistico-competitivo combinato	40
4.2	Modelli mutualistico e competitivo separati	42
4.3	Modello p-P a cascata e a nicchia	46
4.4	Modello mutualistico bipartito e bipartito-nestato	47
4.5	Modello mutualistico asimmetrico	48
4.6	Distribuzione degli autovalori per statistiche differenti	52
A.1	Circular law	65
A.2	Circular law con media diversa da zero	69
A.3	Elliptic law	71

Elenco delle tabelle

2.1	La tabella dei segni di Odum	19
4.1	Frequenza delle interazioni nelle grandi matrici <i>random</i>	36
4.2	Criteri di stabilità per differenti distribuzioni	51

Sommario

Random matrix theory has found applications in many fields, ranging from physics, number theory and ecology.

Forty years ago, in his book entitled *Stability and complexity in model ecosystems*, Robert May proved that sufficiently large or complex ecological networks have a probability of persisting that is close to zero, contrary to previous expectations. May analysed large networks in which species interact at random and study analytically the asymptotic stability of ecosystem dynamics as a function of the number of species and number of interactions through the use of random matrix theory.

However, in natural system pairs of species have well-defined interactions (for example predator-prey, mutualistic or competitive) and several recent works have extended May's results to these relationships and find remarkable differences between different interactions. This master thesis is aimed to critically review these results and present them in unified way using the language of statistical physics.

Capitolo 1

Introduzione

1.1 Lo studio della dinamica delle popolazioni

I *servizi ecosistemici*¹ sono, secondo la definizione data dalla Valutazione degli Ecosistemi del Millennio (*Millennium Ecosystem Assessment*² 2005, abbreviato MA), “i benefici multipli forniti dagli ecosistemi al genere umano”. Questi, secondo l’ordine di importanza stabilito dal MA, si dividono in quattro categorie:

- supporto alla vita (ciclo dei nutrienti, formazione del suolo e produzione primaria...),
- approvvigionamento (produzione di cibo, acqua potabile, materiali o combustibile...),
- regolazione (regolazione del clima e delle maree, depurazione dell’acqua, impollinazione e controllo delle infestazioni...),
- valori culturali (fra cui quelli estetici, spirituali, educativi e ricreativi).

Affinché questi servizi ecosistemici siano garantiti e conservati, è necessario comprendere i fattori che determinano la dinamica delle popolazioni nelle diverse comunità ecologiche. Infatti è stato più volte documentato come, anche in breve tempo, il numero di individui di una specie può subire variazioni rilevanti.

Questi cambiamenti possono portare ad una diminuzione rapida, fino quasi alla scomparsa, dei soggetti oppure alla loro crescita smisurata. Solo per

¹*ecosystem services*

²Progetto di ricerca, iniziato nel 2001, che cerca di identificare i cambiamenti subiti dagli ecosistemi e di prevedere gli scenari di sviluppo futuri, basandosi sul *trend* dei cambiamenti.

citare alcuni esempi [1] e [2] nel 1992 si è assistito ad un calo vertiginoso delle riserve di merluzzo nell'Atlantico tanto da parlare di un 'collasso' della specie, mentre, a metà degli anni 60, si era assistito ad un aumento considerevole delle stesse. Oppure, a partire dal 1916 [3], si è verificata una diffusione 'invasiva' della marmotta negli Stati Uniti introdotta nello stato del Massachusetts poco dopo la metà del 1800. Fenomeni che riguardano da vicino la vita dell'uomo se si considera che il pesce fornisce il 20% delle proteine animali per l'alimentazione e che la diffusione incontrollata delle marmotte ha prodotto la deforestazione di una superficie pari a 52.000 km^2 . Per non parlare di situazioni più nocive per la salute dell'uomo come la diffusione degli insetti portatori di malattie (ad esempio la malaria) in conseguenza dei cambiamenti climatici del pianeta.

Sono sufficienti questi pochi esempi per capire l'importanza della comprensione dell'evoluzione delle specie: non solo per conoscere i meccanismi profondi che regolano la natura, ma per garantire la sopravvivenza dell'uomo sulla terra.

Ci chiediamo: c'è una spiegazione teorica generale che ci permette di comprendere alcuni meccanismi che determinano la dinamica delle popolazioni e la loro stabilità? Come agisce, a questo riguardo, l'interazione tra le specie? Si può sperare di trovare un modello che descrive e quantifica la stabilità di un ecosistema?

Riteniamo che queste domande siano particolarmente affascinanti per un fisico. Negli ultimi decenni infatti l'utilizzo dei paradigmi della meccanica statistica ha permesso di affrontare problemi completamente nuovi ed interdisciplinari accomunati da comportamenti emergenti largamente indipendenti dai dettagli microscopici. Quest'ambito di ricerca in fisica è generalmente chiamato studio dei *sistemi complessi*. Gli strumenti teorici forniti dalla meccanica statistica e l'uso di modelli essenziali (*null models*), che semplificano e allo stesso tempo colgono gli aspetti chiave del sistema in esame, sono i due pilastri su cui un fisico può basarsi per costruire teorie che rispondano a questi quesiti, senza dover addentrarsi in dettagli troppo specifici da cui i comportamenti universali non possono dipendere.

Questa tesi illustra e riassume i recenti sviluppi ottenuti nello studio della stabilità degli ecosistemi sfruttando tecniche e approcci della teoria delle reti e delle *matrici random*.

1.2 Cenni storici

Prima di entrare nel vivo della nostra trattazione, pensiamo sia utile fornire alcuni cenni sulla storia dello studio della dinamica delle popolazioni [4].

1.2.1 Gli inizi: Fibonacci ed Eulero

I primi passi in questo campo furono mossi dal matematico pisano Leonardo Fibonacci (1175-1235) che nella sua celebre opera *Liber Abaci* del 1202 modellizzò la crescita di una popolazione di conigli³.

Più di cinquecento anni dopo il matematico e fisico svizzero Eulero (1707-1783) nel suo testo *Introductio in analysin infinitorum* del 1748 spostò l'attenzione dagli animali allo studio della popolazione umana. Il suo lavoro diede avvio, in epoca moderna, agli studi matematici sulla crescita della popolazione umana e la relativa sostenibilità terrestre.

1.2.2 La crescita esponenziale: il modello di Malthus

Il sociologo inglese Thomas Robert Malthus (1766-1834) nella sua opera *An Essay on the Principle of Population* del 1798 per primo sviluppò in epoca moderna gli studi di Eulero. Egli confrontò il tasso di crescita (geometrico) della popolazione umana con quello (aritmetico) della sostenibilità terrestre e ne dedusse che, per garantire la sopravvivenza degli uomini sulla terra, dovevano essere eguagliati. Arrivando a prospettare il controllo demografico.

Il modello più semplice che descrive la crescita di una singola popolazione, che prende il nome dal suo ideatore, si basa su ipotesi molto semplificate che si applicano ad una situazione ideale. Esso prevede che la popolazione sia omogenea (composta da individui identici) ed isolata (non soggetta a immigrazioni o emigrazioni) e che l'habitat sia invariata (le risorse a disposizione

³Il matematico italiano cercava una legge che descrivesse la crescita di una popolazione di conigli. Questo il suo ragionamento: disponiamo di una coppia di conigli appena nati che diventa fertile al compimento del primo mese e dà alla luce una nuova coppia al compimento del secondo mese. Ipotizziamo che le nuove coppie nate si comportino in modo analogo e che quelle fertili, dal secondo mese di vita in poi, diano alla luce una coppia di figli al mese. Si verifica allora che: dopo un mese una coppia di conigli sarà fertile, dopo due mesi ce ne saranno due di cui una sola fertile, nel mese seguente (terzo mese dal momento iniziale) ci saranno $2+1=3$ coppie perché solo la coppia fertile avrà generato; di queste tre due saranno le coppie fertili, quindi nel mese seguente (quarto mese dal momento iniziale) ci saranno $3+2=5$ coppie. E così via. Il numero di coppie di conigli di ogni mese segue così la ben nota *successione di Fibonacci*: 1,1,2,3,5,8,13...

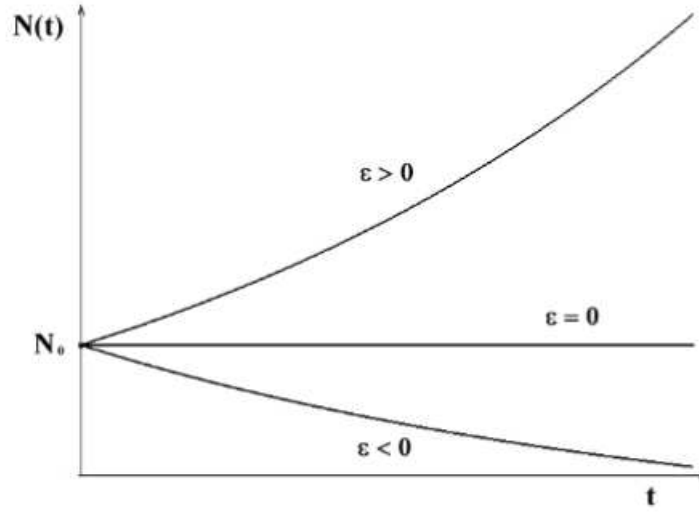


Figura 1.1: Modello di Malthus o della crescita esponenziale.

della popolazione e le condizioni di vita cui è sottoposta non sono influenzate né da fattori esterni, né dalla sua presenza). Nelle condizioni descritte, la fertilità e la mortalità sono le uniche cause di variazione del numero di individui della specie e sono caratteristiche costanti nel tempo. Il numero di nascite e di morti nell'unità di tempo è dunque proporzionale al numero di individui presenti; in altre parole l'evoluzione di una popolazione è descritta dalla seguente equazione

$$\frac{dN(t)}{dt} = \beta N(t) - \mu N(t) = (\beta - \mu)N(t) \quad (1.1)$$

dove i parametri $\beta \geq 0$ e $\mu \geq 0$, detti rispettivamente *fertilità specifica* e *mortalità specifica*, sono così definiti:

- β = frazione di nuovi nati nell'unità di tempo,
- μ = frazione di individui che muore nell'unità di tempo.

Si ottiene in questo modo il *modello di Malthus* in cui il parametro

$$\varepsilon = (\beta - \mu) \quad (1.2)$$

è detto usualmente *parametro di Malthus* o *potenziale biologico* della popolazione. Assegnando l'arbitraria condizione iniziale $N(0) = N_0$, l'evoluzione della popolazione è perfettamente determinata. Risulta infatti obbedire all'equazione

$$N(t) = N_0 e^{\varepsilon t}. \quad (1.3)$$

La popolazione (Figura 1.1) è destinata all'estinzione nel caso in cui $\varepsilon < 0$ oppure alla crescita illimitata se $\varepsilon > 0$. Per $\varepsilon = 0$ invece, la popolazione rimane costante (i nati compensano i morti in egual misura).

1.2.3 L'effetto logistico: il modello di Verhulst

Il problema della dinamica delle popolazioni viene ripreso e approfondito agli inizi del XIX secolo dal matematico belga Pierre François Verhulst (1804-1849). Nel suo testo *Note on the law of population growth* del 1838 egli propone di modificare l'equazione (1.1) per tener conto delle interazioni reciproche degli individui all'interno della stessa specie. Le ipotesi fenomenologiche formulate da Malthus, che hanno condotto alla (1.1), non sono realistiche per descrivere l'evoluzione di una popolazione complessa in un intervallo esteso di tempo. Infatti all'aumentare della densità della specie, il tasso di crescita diminuisce a causa della competizione tra gli individui. Inoltre l'habitat, oltre ad essere modificato da cause intrinseche, è soggetto anche alle variazioni che si verificano all'interno della popolazione (es. raggiungimento di un certo livello di densità).

Verhulst, nell'equazione da lui proposta, modellizzò i meccanismi intrinseci

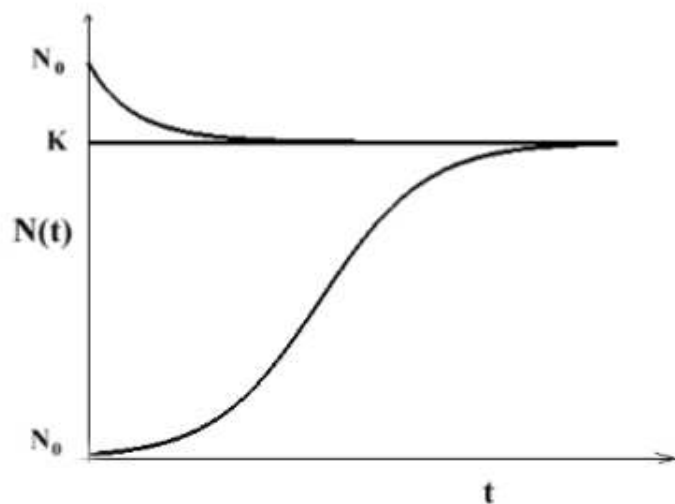


Figura 1.2: Modello di Verhulst o della crescita logistica.

alla popolazione (competizione intraspecifica) che inducono variazioni delle condizioni di vita delle specie. Egli affermò che, a causa di tale competizione, ogni popolazione subisce una trasformazione delle proprie condizioni di vita in accordo col seguente principio: ad alte densità un aumento della

popolazione produce una diminuzione di fertilità ed un aumento di mortalità (effetto logistico). Per tener conto di queste due classi di fenomeni, egli assunse la dipendenza lineare della *fertilità* e della *mortalità* dal numero di individui N della specie. Propose così di sostituire i parametri della (1.1) con i seguenti

$$\beta[N] = \beta - \tilde{\beta}N, \quad \mu[N] = \mu + \tilde{\mu}N$$

dove, β , $\tilde{\beta}$, μ , $\tilde{\mu}$, sono costanti non negative. In questo modo il *potenziale biologico* (1.2) assume la nuova forma

$$\varepsilon[N] = \beta[N] - \mu[N] = \varepsilon \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

dove ε , *potenziale biologico* intrinseco, e K , *capacità portante* dell'ambiente, sono entrambi positivi. Il modello così ottenuto, detto *logistico* o *di Verhulst*, è descritto dall'equazione

$$\frac{dN(t)}{dt} = \varepsilon \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) N(t) \quad (1.4)$$

la cui soluzione è

$$N(t) = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-\varepsilon t}}, \quad (1.5)$$

e tende asintoticamente a K qualunque sia il valore iniziale $N(0) = N_0 \neq 0$ (Figura 1.2). Gli studi di Verhulst introdussero nella dinamica delle popolazioni l'importante concetto di *stato stazionario*.

1.2.4 Relazioni intraspecifiche: il modello di Volterra

L'interazione (competitiva) all'interno della stessa specie, vista nel modello precedente, è solo un aspetto del più vasto fenomeno delle interazioni in ecologia. In particolare le interazioni competitive tra le diverse specie che vivono nella stessa *nicchia ecologica*, ovvero che vivono nello stesso ambiente e competono per le stesse risorse, giocano un ruolo fondamentale nella dinamica delle popolazioni.

Il primo modello che tiene conto di questo aspetto del problema, fu proposto dal matematico e fisico italiano Vito Volterra (1860-1940) nel testo *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* del 1927. In questo suo lavoro troviamo enunciato per la prima volta il *principio di esclusione*: due specie possono coesistere in un medesimo ambiente se occupano nicchie ecologiche separate; qualora queste siano sovrapposte, una delle due specie prende il sopravvento sull'altra fino ad eliminarla.

Il modello parte dal considerare due specie che vivono nella stessa nicchia

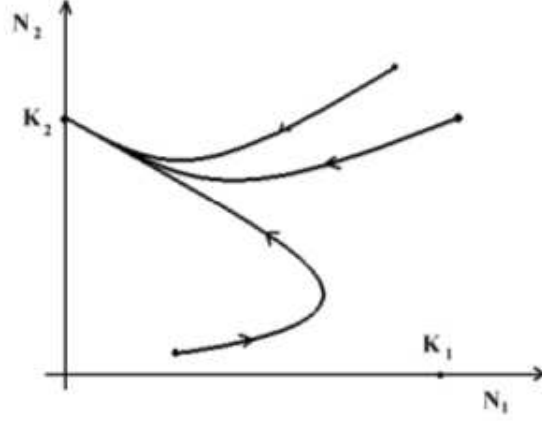


Figura 1.3: Principio di esclusione (caso $h_1 K_1 < h_2 K_2$).

ecologica in competizione per le stesse risorse. A livello matematico questa forma di interazione si traduce nel vincolare il tasso di crescita di ciascuna specie all'altra. Siano $N_1(t)$ ed $N_2(t)$ il numero di individui delle due specie e, supponendo che ognuna di esse in assenza dell'altra si evolva secondo un modello logistico, indichiamo con ε_1 e ε_2 i rispettivi *potenziali biologici intrinseci* e con K_1 e K_2 le rispettive *capacità portanti*. Se entrambe le specie occupano la stessa nicchia, il potenziale biologico di ciascuna diminuisce al crescere della densità dell'altra (competitore). I potenziali biologici delle due popolazioni sono allora

$$\varepsilon_1[N_1, N_2] = \varepsilon_1 - \gamma_1(h_1 N_1 + h_2 N_2)$$

$$\varepsilon_2[N_1, N_2] = \varepsilon_2 - \gamma_2(h_1 N_1 + h_2 N_2)$$

con γ_1 , γ_2 , h_1 e h_2 costanti non negative. Il parametro h_i può essere interpretato come una misura dell'occupazione dell'ambiente da parte di ciascun individuo della specie i -esima, in tal modo il termine $(h_1 N_1 + h_2 N_2)$ misura il grado complessivo di occupazione, quando sono presenti N_1 individui della prima specie ed N_2 individui della seconda. Inoltre γ misura l'effetto che l'occupazione ha sul potenziale biologico della specie i -esima.

Arriviamo così alla formulazione, per un modello competitivo, delle equazioni della dinamica secondo l'idea di Volterra

$$\begin{cases} \frac{dN_1(t)}{dt} = [\varepsilon_1 - \gamma_1(h_1 N_1(t) + h_2 N_2(t))] N_1(t) \\ \frac{dN_2(t)}{dt} = [\varepsilon_2 - \gamma_2(h_1 N_1(t) + h_2 N_2(t))] N_2(t) \end{cases} \quad (1.6)$$

che, nel caso di una singola specie, si riduce all'equazione di Verhulst (1.4) discussa nel paragrafo precedente.

Se, ad esempio, per fissare le idee poniamo⁴

$$h_1 K_1 < h_2 K_2$$

(supremazia della popolazione 'due' sulla 'uno') ed integriamo numericamente il sistema (1.6) otteniamo le traiettorie delle soluzioni riportate in Figura 1.3.

Indipendentemente dal dato iniziale, come si evince anche da uno studio analitico delle equazioni, l'andamento del sistema è completamente determinato: accanto a casi in cui la popolazione 'uno' cresce notevolmente, alla fine il meccanismo della competizione prevale a favore di una delle due specie (stando all'esempio la numero 'due'). Arriviamo così a enunciare 'matematicamente' il *principio di esclusione*, detto anche *principio di Lotka-Volterra*, definito in precedenza: due specie distinte non possono occupare a lungo la stessa nicchia ecologica, necessariamente una delle due si estingue mentre l'altra tende a saturarla [4, p 46]. Si noti come l'esclusione viene determinata dal prodotto tra capacità dell'ambiente (K_i) e misura dell'occupazione della nicchia (h_i) e non dall'uno o dall'altro termine presi separatamente.

Per giustificare la coesistenza di specie diverse nella stessa nicchia ecologica dobbiamo introdurre un secondo principio fondamentale di interazione, responsabile dell'esistenza di oscillazioni permanenti nel numero di individui di specie in relazione tra loro. Dello studio di questo modello, conosciuto con il nome di Lotka-Volterra, ci occuperemo nel terzo capitolo del presente lavoro.

1.3 Obiettivo e struttura della tesi

Con la presente tesi vogliamo dunque da fisici esplorare l'ambito della dinamica delle popolazioni. Come si è visto nei paragrafi precedenti un campo di indagine sviluppato da secoli ma che, grazie all'avvento dei calcolatori e alla nascita della teoria delle reti, ha subito in questi ultimi cinquant'anni un notevole impulso. In particolare ciò su cui ci concentriamo è la comprensione del rapporto tra *complessità* e *stabilità* nei sistemi ecologici.

La questione, ancora oggi dibattuta e di grande interesse, fu introdotta da Robert May [5] più di quarant'anni fa. Nel suo testo dal titolo eloquente *Stability and complexity in model ecosystems* del 1973 afferma: «*in general mathematical models of multispecies communities, complexity tends to beget*

⁴In questo contesto abbiamo $K_i = \varepsilon_i / (h_i \gamma_i)$.

instability rather than stability» (p 74). Una complessità definita, come vedremo nel corso della tesi, dal prodotto tra numero di specie interagenti (S) e probabilità delle loro interazioni (C): «*if we contrast simple few-species mathematical models with the analogously simple multispecies models, the latter are in general less stable than the former*» (p 75). Un'affermazione che lascia sorpresi se si pensa, anche solo intuitivamente, alla complessità delle relazioni tra le specie in natura ed alla loro stabilità e che sembra addirittura essere smentita da osservazioni empiriche in cui ecosistemi molto ricchi di specie, come ad esempio le foreste tropicali, sono stabili e resistenti a perturbazioni esterne. Lo stesso May alcune righe dopo, a questo proposito, scrive: «*the balance of evidence would seem to suggest that, in the real world, increased complexity is usually associated with greater stability*» (p 75).

Alla luce degli studi più recenti, indagheremo dunque questo rapporto cercando di capire: come stabilità e complessità sono tra loro correlate in un sistema ecologico, quali 'condizioni di complessità' garantiscono la stabilità e quali invece la compromettono e come variano questi criteri (qualitativi e quantitativi) a seconda del sistema studiato ovvero in relazione al tipo di interazioni tra le specie. In particolare nella soluzione dei sistemi nonlineari ci concentreremo sullo studio della *Community Matrix* facendo ricorso al metodo risolutivo delle *random matrices*.

1.3.1 Struttura della tesi

Il presente lavoro si articola in cinque capitoli. Nel capitolo secondo, dopo la presente introduzione, richiamiamo i concetti e gli 'strumenti' matematici principali che useremo nella nostra trattazione. In particolare presentiamo in modo sintetico lo studio della stabilità degli equilibri di un sistema tramite la soluzione del problema agli autovalori, introduciamo il concetto di *Community Matrix* e del suo studio con metodi *random*. Nel terzo capitolo approfondiamo l'analisi del sistema Lotka-Volterra come modello paradigmatico di studio analitico di una *Community Matrix*. Partendo dal modello classico a due specie preda-predatore, allarghiamo il nostro sguardo al modello a $2n$ -specie per poi concentrarci sulle soluzioni di due modelli a speciali simmetrie.

Nel quarto capitolo ricaviamo i criteri di stabilità per ecosistemi complessi e vediamo come questa cambia in presenza di strutture reali delle reti e delle *weak interaction*. Infine, nel quinto capitolo, raccogliamo i risultati ottenuti e cerchiamo di riesprimere, alla luce dei lavori più recenti, il rapporto tra complessità e stabilità. Concludiamo infine allargando lo sguardo alle sfide ancora aperte che questo problema lascia agli studiosi.

Capitolo 2

Stabilità delle comunità ecologiche

La definizione di *stabilità* di una comunità ecologica che presentiamo è mutuata dallo studio dei sistemi dinamici [6, cap 1]. Per questo motivo introduciamo ora alcuni concetti fondamentali concernenti questo ambito di ricerca della matematica.

2.1 Stabilità e autovalori

Dato un sistema autonomo di equazione differenziale

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x}), \quad (2.1)$$

per un assegnato campo vettoriale¹ $\mathbf{f} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, i punti $\mathbf{c} \in \mathbb{R}^n$ - corrispondenti alle soluzioni costanti della forma $\mathbf{x}(t) = \mathbf{c}$ dell'equazione (2.1) - si dicono *punti di equilibrio o singolari* del sistema e le soluzioni ad essi corrispondenti sono dette *stazionarie*.

Perturbiamo il sistema spostandolo (di poco) dal suo stato di equilibrio: si allontanerà dal suo punto singolare senza più farvi ritorno o ritornerà, dopo un certo tempo, in esso? In questo contesto si inserisce la definizione di *stabilità (alla Ljapunov) di un punto singolare*.

Definizione 2.1 (Punto di equilibrio stabile). *Un punto di equilibrio \mathbf{c} di $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ si dice **stabile** se per ogni intorno U di \mathbf{c} esiste un intorno V di \mathbf{c} , tale che ogni movimento $\mathbf{x}(\mathbf{x}_0, t)$, con dato iniziale \mathbf{x}_0 in V , resta in U per ogni tempo.*

¹La funzione $\mathbf{f} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ si dice anche *campo vettoriale*.

A parole possiamo dire che ‘si resta indefinitamente vicino a \mathbf{c} pur di partire abbastanza vicino’ [6, p 12], come mostrato in Figura 2.1.

Lo studio della stabilità dei punti di equilibrio risulta facile per sistemi

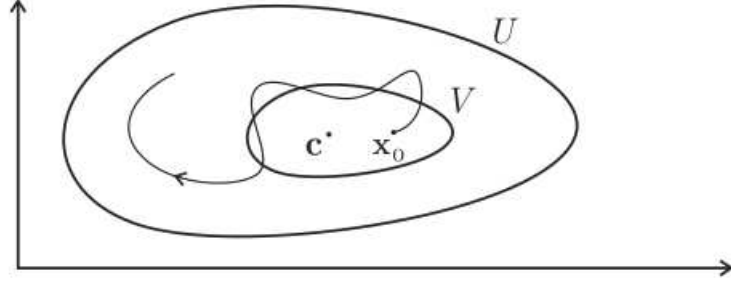


Figura 2.1: Illustrazione della definizione di stabilità.

lineari (omogenei a coefficienti costanti) in \mathbb{R}^n della forma

$$\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x} \quad (2.2)$$

con $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ e A matrice costante $n \times n$.

Nel caso di generici sistemi nonlineari in \mathbb{R}^n , difficili da studiare, ci si può ricondurre alla forma (2.2), qualora il campo vettoriale \mathbf{f} possieda un punto singolare \mathbf{c} , eseguendo uno sviluppo di Taylor attorno alla singolarità. Posto infatti $\mathbf{x} = \mathbf{c} + \boldsymbol{\xi}$, con $\dot{\mathbf{x}} = \dot{\boldsymbol{\xi}}$, e ricordando che $\mathbf{f}(\mathbf{c}) = 0$, si ottiene

$$\dot{\boldsymbol{\xi}} = A\boldsymbol{\xi} + O(\|\boldsymbol{\xi}\|^2) \quad (2.3)$$

con A matrice jacobiana di \mathbf{f} valutata nel punto singolare \mathbf{c} , i cui elementi sono

$$a_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(\mathbf{c}). \quad (2.4)$$

Il sistema lineare (2.2) si ottiene trascurando i termini di secondo ordine nella (2.3), dove abbiamo effettuato il cambio di variabile da $\boldsymbol{\xi}$ a \mathbf{x} . Tale sistema, con A data dalla (2.4), è detto *equazione alle variazioni* per l'equazione $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$, relativa alla soluzione particolare $\mathbf{x} = \mathbf{c}$.

Cerchiamo ora soluzioni particolari *fattorizzate* della forma $\mathbf{x}(t) = \tau(t)\mathbf{u}$ con $\mathbf{u} \in \mathbb{R}^n$ costante. La loro particolarità consiste nel fatto che le componenti di \mathbf{x} evolvono con la stessa legge temporale, mantenendo la soluzione $\mathbf{x}(t)$ sempre parallela al vettore fissato \mathbf{u} . Tolle le soluzioni banali, quelle per cui

$\mathbf{x}(t)$ sia identicamente nulla, allora $\mathbf{x}(t)$ non si annulla mai² e così $\tau(t)$. Per la linearità di A vale $A\tau(t)\mathbf{u} = \tau(t)A\mathbf{u}$ ed ancora, per la linearità dell'operatore derivazione, vale anche $\frac{d}{dt}(\tau(t)\mathbf{u}) = \dot{\tau}(t)\mathbf{u}$; dunque per (2.2) deve essere $\dot{\tau}(t)\mathbf{u} = \tau(t)A\mathbf{u}$. ciò si rende possibile se e solo se i vettori \mathbf{u} e $A\mathbf{u}$ sono paralleli, ovvero se³

$$A\mathbf{u} = \lambda\mathbf{u} \quad (2.5)$$

con λ opportuno numero reale. La (2.5) è detta *equazione agli autovalori* per l'operatore lineare A , \mathbf{u} si dice *autovettore* e λ l'*autovalore* corrispondente. Per ogni autovalore λ , l'evoluzione temporale del fattore $\tau(t)$ si ottiene dall'integrazione di $\dot{\tau}(t) = \lambda\tau(t)$ e si ha: $\tau(t) = Ce^{\lambda t}$, con $C = \tau(0)$ costante arbitraria.

Proposizione 2.1. *Per l'equazione lineare $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$ si hanno soluzioni particolari fattorizzate della forma*

$$\mathbf{x}(t) = Ce^{\lambda t}\mathbf{u}$$

in corrispondenza di ogni autovettore \mathbf{u} di A , essendo λ il corrispondente autovalore.

Il procedimento seguito conduce alla soluzione generale dell'equazione lineare (2.2) nel caso in cui la matrice A ammetta n autovettori linearmente indipendenti, ovvero se gli n autovalori, soluzioni dell'equazione algebrica $\det(A - \lambda I) = 0$ di grado n , sono distinti. Dove I è la matrice identità $n \times n$.

2.1.1 Classificazione dei punti singolari nel piano

Proseguiamo ora la trattazione restringendoci al caso $n = 2$ ed ancora alla generica situazione in cui $0 \neq \lambda_1 \neq \lambda_2 \neq 0$. Generalizzeremo nel prossimo paragrafo, in accordo con le finalità del nostro studio, i risultati qui ottenuti. Nel caso semplificato scelto abbiamo $\det(A) \neq 0$ ed inoltre i due autovettori $\mathbf{u}^{(1)}$ e $\mathbf{u}^{(2)}$ sono linearmente indipendenti. Autovettori e autovalori sono in generale complessi ma, poiché in dinamica delle popolazioni lavoriamo con matrici reali, solo due sono i casi possibili: 1) λ_1, λ_2 reali o 2) λ_1, λ_2 complesso-coniugati.

²Se $\mathbf{x}(t)$ è nulla in un istante è nulla sempre.

³Dividendo per $\tau(t) \neq 0$ si ha $A\mathbf{u} = \frac{\dot{\tau}(t)}{\tau(t)}\mathbf{u}$, e dunque, poiché il primo membro è indipendente dal tempo, segue necessariamente che il rapporto $\frac{\dot{\tau}(t)}{\tau(t)}$ è una costante.

1) Autovalori λ_1, λ_2 reali

In questo caso anche gli autovettori $\mathbf{u}^{(1)}$ e $\mathbf{u}^{(2)}$ possono essere presi reali e la soluzione generale (reale) può scriversi nella forma

$$\mathbf{x}(t) = C_1 e^{\lambda_1 t} \mathbf{u}^{(1)} + C_2 e^{\lambda_2 t} \mathbf{u}^{(2)}$$

con $C_1, C_2 \in \mathbb{R}$ costanti arbitrarie. A seconda dei segni di λ_1, λ_2 si hanno tre

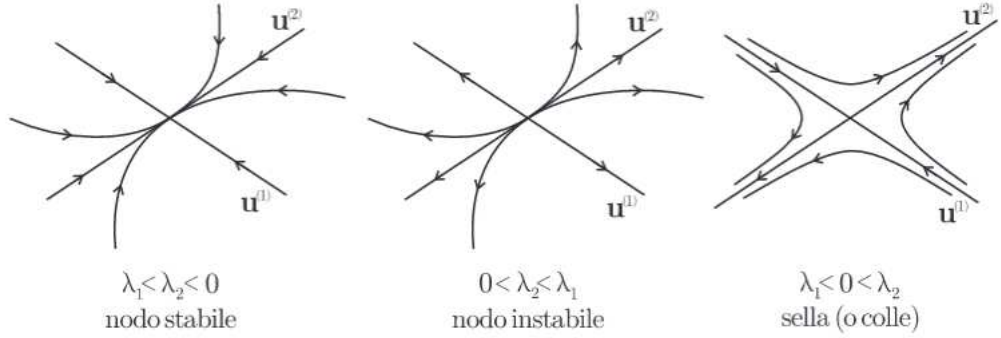


Figura 2.2: Il caso degli autovalori reali.

sottocasi (Figura 2.2):

- (i) se $\lambda_1 < \lambda_2 < 0$, tutte le soluzioni tendono all'origine per $t \rightarrow +\infty$. Il punto critico si dice *nodo stabile*.
- (ii) Se all'opposto $0 < \lambda_1 < \lambda_2$, tutte le soluzioni convergono all'origine per $t \rightarrow -\infty$ (provengono cioè dall'origine). Il punto critico si dice *nodo instabile*.
- (iii) Infine se $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$, si hanno due soluzioni particolari (corrispondenti a $C_1 = 0$ e a $C_2 = 0$) che convergono all'origine (rispettivamente lungo la retta di $\mathbf{u}^{(2)}$ per $t \rightarrow -\infty$ e lungo la retta di $\mathbf{u}^{(1)}$ per $t \rightarrow +\infty$). Tutte le altre soluzioni divergono accostandosi asintoticamente all'una o all'altra retta. Il punto critico si dice *sella* o *colle*.

2) Autovalori λ_1, λ_2 complesso-coniugati

Denotiamo $\lambda_1 = \lambda$ e $\mathbf{u}^{(1)} = \mathbf{u}$. Di conseguenza si ha $\lambda_2 = \bar{\lambda}$ (complesso coniugato di λ) e, coniugando l'equazione $A\mathbf{u} = \lambda\mathbf{u}$, segue (poiché A è reale) $\mathbf{u}^{(2)} = \bar{\mathbf{u}}$ (complesso coniugato di \mathbf{u}). In analogia al caso precedente la soluzione generale complessa può scriversi nella forma

$$\mathbf{x}(t) = C e^{\lambda t} \mathbf{u} + D e^{\bar{\lambda} t} \bar{\mathbf{u}} \quad (2.6)$$

con $C, D \in \mathbb{C}$ (che diviene reale per $C = \bar{D}$) costanti arbitrarie. Decomponendo il vettore \mathbf{u} ed il numero λ in parti reali ed immaginarie

$$\mathbf{u} = \mathbf{v} + i\mathbf{w} \quad \text{e} \quad \lambda = \alpha + i\omega$$

con $\mathbf{v}, \mathbf{w} \in \mathbb{R}^2$ e $\alpha, \omega \in \mathbb{R}$ e scrivendo C in forma esponenziale

$$C = \rho e^{i\varphi}$$

dalla (2.6), mettendo in evidenza i coefficienti di \mathbf{v} e \mathbf{w} , si ottiene l'espressione

$$\mathbf{x}(t) = 2\rho e^{\alpha t} \left[\cos(\omega t + \varphi) \mathbf{v} - \sin(\omega t + \varphi) \mathbf{w} \right]$$

nella quale compaiono solo quantità reali.

Si hanno pertanto ancora tre sottocasi (Figura 2.3):

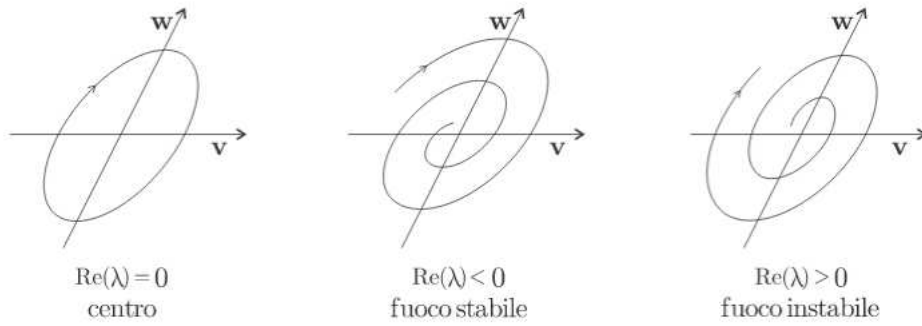


Figura 2.3: Il caso degli autovalori complesso-coniugati.

- (iv) $\text{Re}[\lambda] = \alpha = 0$: in tal caso il moto è periodico, le traiettorie sono ellissi. Il punto critico è detto *centro*⁴.
- (v) $\text{Re}[\lambda] = \alpha < 0$: in tal caso il moto converge a spirale verso l'origine per $t \rightarrow +\infty$. Il punto critico è detto *fuoco stabile*.
- (vi) $\text{Re}[\lambda] = \alpha > 0$: in tal caso il moto converge a spirale verso l'origine per $t \rightarrow -\infty$. Il punto critico è detto *fuoco instabile*.

Raccogliamo quanto fin qui dimostrato evidenziando ciò che più ci servirà nel corso della tesi: *la stabilità sia nel primo caso che nel secondo si ha se l'autovalore, o almeno la sua parte reale, è minore di zero*. Questa è la condizione di stabilità a cui faremo riferimento nel proseguo del nostro studio.

⁴Nel corso della trattazione ci riferiamo a questo caso anche in termini di *neutral stability*.

2.1.2 Il problema in \mathbb{R}^n ed il caso nonlineare

Se la classificazione dei punti singolari del sistema risulta piuttosto semplice, come si è visto, in \mathbb{R}^2 , si complica invece al crescere della dimensione dello spazio delle fasi. Risulta essere ancora semplice il solo caso in cui la matrice A ammette autovalori $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ distinti e tutti non nulli. Come nel caso bidimensionale, anche in \mathbb{R}^n gli autovalori o sono reali o sono in coppie complesso-coniugate. A noi basta sapere che le proprietà enunciate nel paragrafo precedente si trasportano senza variazione ai sistemi \mathbb{R}^n , come mostra la proposizione seguente [6, p 31].

Proposizione 2.2 (Stabilità in \mathbb{R}^n). *Si consideri l'equazione lineare $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$ in \mathbb{R}^n . Se tutti gli autovalori di A hanno parte reale negativa (positiva), allora il punto di equilibrio è asintoticamente stabile per tempi positivi (negativi). Se almeno uno degli autovalori ha parte reale positiva (negativa), allora il punto di equilibrio è instabile per tutti i tempi positivi (negativi).*

Da ultimo accenniamo al problema di stabilire il comportamento qualitativo dei sistemi *nonlineari* prossimi a quelli lineari nelle vicinanze dei punti singolari, ovvero localmente. Posto il fatto che non è garantita la corrispondenza del comportamento dell'equazione nonlineare $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ e quello della relativa equazione alle variazioni $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$, tuttavia si può dimostrare che, nei casi considerati nella proposizione precedente, le proprietà di stabilità del problema nonlineare coincidono con quelle del corrispondente problema lineare. Precisamente si ha che [6, p 31]

Proposizione 2.3 (Stabilità per sistemi nonlineari). *Si considerino l'equazione nonlineare $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ in \mathbb{R}^n , e la corrispondente equazione linearizzata $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$ relativa ad un punto singolare \mathbf{c} . Allora, se tutti gli autovalori di A hanno parte reale negativa (positiva), \mathbf{c} è asintoticamente stabile per tempi positivi (negativi); se uno almeno degli autovalori ha parte reale positiva (negativa), \mathbf{c} è instabile per tempi positivi (negativi).*

Dunque anche per il caso nonlineare in \mathbb{R}^n possiamo adottare lo stesso criterio di stabilità enunciato nel paragrafo precedente.

2.2 Applicazione ai sistemi ecologici: la Community Matrix

Applichiamo quanto visto finora alla dinamica delle popolazioni [5, p 20ss]. Lo Jacobiano A associato alle equazioni che descrivono la dinamica del sistema ecologico è chiamato *Community Matrix* (da qui in poi CM).

Supponiamo che la dinamica di un sistema a molte specie sia data dalle S equazioni

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = F_i(N_1(t), N_2(t), \dots, N_S(t)) \quad (2.7)$$

dove $N_i(t)$ è il numero di individui della i -esima specie al tempo t . La loro crescita (o decrescita) è data da una funzione nonlineare F_i che descrive le interazioni tra le popolazioni stesse. L'equilibrio N_i^* della i -esima popolazione si ottiene ponendo a zero la rispettiva derivata temporale (ovvero il tasso di crescita/decrescita)

$$0 = F_i(N_1^*, N_2^*, \dots, N_S^*).$$

Per capire la natura dell'equilibrio trovato, ricorriamo alla teoria delle perturbazioni vista in precedenza. Espandiamo ciascuna specie attorno all'equilibrio

$$N_i(t) = N_i^* + x_i(t), \quad (2.8)$$

con x_i piccola perturbazione iniziale della i -esima popolazione. Sostituiamo la (2.8) nella (2.7) e la sviluppiamo in serie di Taylor, trascurando i termini di ordine superiore al secondo. Otteniamo così un'equazione linearizzata che descrive la dinamica della variazione della popolazione nei pressi dell'equilibrio

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = \sum_{j=1}^S a_{ij} x_j(t). \quad (2.9)$$

In forma vettoriale compatta scriviamo

$$\frac{d\mathbf{x}(t)}{dt} = A\mathbf{x}(t)$$

dove A è proprio la CM definita in precedenza. In essa ciascun termine a_{ij} descrive l'effetto della specie j -esima sulla specie i -esima nei pressi all'equilibrio. Ciascun elemento di matrice è della forma

$$a_{ij} = \left(\frac{\partial F_i}{\partial N_j} \right) \bigg|_{\mathbf{N}^*}. \quad (2.10)$$

L'insieme delle soluzioni per il sistema di equazioni differenziali (2.9) può essere scritto nella forma

$$x_i(t) = \sum_{j=1}^S C_{ij} \exp(\lambda_j t), \quad (2.11)$$

dove C_{ij} è una costante legata ai dati iniziali e la dipendenza temporale è fattorizzata nell'esponenziale. Le S costanti λ_j , con $j = 1, 2, \dots, S$,

che caratterizzano l'andamento temporale del sistema sono i suoi autovalori. Sostituendo la (2.11) in (2.9) si ottenere

$$\lambda x_i(t) = \sum_{j=1}^S a_{ij} x_j(t)$$

o, in forma matriciale,

$$(A - \lambda I)\mathbf{x}(t) = 0$$

con I matrice unitaria $S \times S$. Questo insieme di equazioni presenta soluzioni non banali se e solo se il determinante si azzera

$$\det(A - \lambda I) = 0.$$

Si ottengono così polinomi di grado S in λ che determinano il valore degli autovalori di A . Questi possono essere numeri complessi scritti, nella forma più generale, come $\lambda = \zeta + i\xi$. Sostituendoli nella (2.11), la parte reale ζ produce, a seconda del segno, una crescita o una decrescita esponenziale mentre la parte immaginaria ξ produce le oscillazioni sinusoidali. Appare evidente che le perturbazioni all'equilibrio si spengono nel tempo se, e solo se, tutti gli autovalori λ hanno parte reale negativa. Se anche uno solo ha parte reale positiva, l'esponenziale cresce sempre più nel tempo e l'equilibrio risulta instabile. Se uno o più autovalori sono immaginari puri (ed i restanti hanno parte reale negativa) siamo nel caso particolare della *neutral stability*. Ritroviamo così quanto già affermato in precedenza: *una configurazione di equilibrio nel sistema a molte specie sarà stabile localmente se, e solo se, tutti gli autovalori della CM giacciono nel semipiano sinistro (negativo) dei numeri complessi*. Nulla invece possiamo dire sulla stabilità dell'equilibrio se ci sono uno o più autovalori con parte reale positiva. In questo caso possiamo solo affermare che il sistema non ha un punto di equilibrio stabile: la perturbazione inizialmente cresce ma, per conoscerne l'evoluzione, si devono studiare i termini di ordine superiore al secondo, al momento trascurati.

In ambito ecologico la CM contiene indirettamente (o direttamente nel caso di una dinamica lineare) l'effetto delle interazioni tra le specie sull'evoluzione del sistema. Essa racchiude informazioni sia sulla 'biologia' che sulla 'dinamica' del sistema [5, p 21]: i suoi autovalori infatti ne rivelano la stabilità o l'instabilità. Nel caso lineare il generico termine a_{ij} descrive esattamente l'effetto della specie j -esima sulla popolazione della specie i -esima. Nel caso nonlineare invece a_{ij} descrive tali proprietà solo vicino al punto di equilibrio. Inoltre il tipo di interazione (mutualistico, preda-predatore, competitivo...) determina il segno di a_{ij} mentre il suo valore ne stabilisce l'intensità.

In questa prospettiva la CM può essere vista come un grafo che descrive in

maniera diretta (o indiretta nel caso nonlineare) l'interazione (*links*) tra le varie specie (*nodi*) del sistema. L'utilizzo di strumenti matematici sviluppati nell'ambito della teoria delle reti complesse risulterà dunque di grande utilità per la soluzione del nostro problema. Inoltre il fatto che l'intensità delle interazioni è difficilmente misurabile ci spinge prima (prossimo paragrafo) a studiare dei *criteri qualitativi* della stabilità del sistema indipendentemente dal valore delle interazioni. In secondo luogo (paragrafo seguente) vedremo come tale difficoltà suggerisca l'utilizzo di matrici *random* per modellizzare le CM di sistemi ecologici a molte specie.

2.2.1 Studio qualitativo della CM

In tutta generalità, possiamo affermare che la CM ci dà informazioni sul segno delle interazioni esistenti tra le specie in una comunità. Odum [7] per primo, nel suo lavoro *Fundamentals of ecology* del 1953, le classificò nel modo seguente: se l'effetto della j -esima specie sulla i -esima fa aumentare il *rate* di crescita di quest'ultima allora alla corrispondente entrata della CM è associato un segno '+'. Contrariamente, se lo fa decrescere, si assegna un '-' alla rispettiva entrata. Infine se la specie j non ha effetto sulla specie i , l'entrata è zero.

Così per le coppie degli elementi di matrice a_{ij} e a_{ji} possiamo costruire una tabella che contiene tutte le possibili interazioni (Tabella 2.1). A parte il

	+	0	-
+	++	+0	+−
0	0+	00	0−
−	−0	−0	−−

Tabella 2.1: La tabella dei segni di Odum.

caso di non interazione (00), cinque distinte categorie esauriscono tutte le combinazioni esistenti: *commensalism* (+0), *amensalism* (−0), *mutualism* o *symbiosis* (++), *competition* (−−) e *predator-prey* (+−).

A prescindere dal preciso valore numerico che ogni elemento può assumere, ci chiediamo se e cosa possiamo dire della stabilità di un sistema conoscendo solo il *segno* (+, −, 0) delle sue interazioni (e non il loro *valore*): lo studio anche solo qualitativo della CM, fornisce importanti informazioni sulla stabilità del sistema.

Si parla di *stabilità qualitativa*⁵ di un sistema quando questa si determina a prescindere dall'intensità di ciascuna interazione. Nel campo dell'ecologia questo aspetto di ricerca risulta fondamentale laddove, come nell'ambito delle *food web*, non sempre si può risalire alle quantità implicate nelle interazioni ma solo ai segni del diagramma.

Quirk e Ruppert [8], in un lavoro del 1965, enunciarono i criteri necessari e sufficienti affinché una matrice A , $S \times S$ di elementi a_{ij} , possa considerarsi *qualitativamente stabile*:

1. $a_{ii} \leq 0$, per tutti gli i .
Questo primo criterio richiede che, all'interno di una stessa specie, le interazioni non producano *feedback* positivi destabilizzanti.
2. $a_{ii} \neq 0$, almeno per un i .
All'interno della stessa specie, si chiede che almeno una popolazione dell'intera comunità manifesti un effetto auto-stabilizzante.
3. $a_{ij}a_{ji} \leq 0$, per tutti gli $i \neq j$.
Le interazioni puramente mutualistiche $(++)$ e competitive $(--)$ contribuiscono negativamente alla stabilità del sistema.
4. Per ogni sequenza di tre o più indici i, j, k, \dots, q, r (con $i \neq j \neq k \neq \dots \neq q \neq r$), il prodotto $a_{ij}a_{jk} \dots a_{qr}a_{ri}$ sia zero. Anche i 'circoli chiusi' contribuiscono negativamente alla stabilità del sistema.
5. $\det(A) \neq 0$.
Si richiede che la matrice A sia non-singolare affinché il sistema non sia sotto determinato. Ovvero il numero delle popolazioni non deve superare quello delle equazioni.

Se questi criteri non sono rispettati, nulla possiamo dire sulla stabilità del sistema: la matrice è stabile o instabile a seconda dei valori numerici assunti da ciascuno dei suoi elementi.

Prima di presentare un semplice caso di studio, soffermiamoci sul 'terzo criterio'. Sostanzialmente esso afferma che le interazioni *commensal* $(0+)$, *amensal* $(0-)$ ed in generale *preda-predatore* $(-+)$ sono consistenti col principio di 'stabilità qualitativa' mentre relazioni *simbiotiche*, siano esse *mutualistiche* $(++)$ o *competitive* $(--)$, non lo sono. In altre parole un sistema preda-predatore è qualitativamente più stabile di uno competitivo o mutualistico [9].

⁵ *qualitatively stability*

Per illustrare il funzionamento dei suddetti criteri qualitativi, prendiamo come esempio il caso studiato da Hubble [10] e schematizzato in Figura 2.4. Egli trovò che un siffatto sistema era instabile, ma vide che poteva essere



Figura 2.4: Rappresentazione schematica di una rete a tre livelli.

stabilizzato tagliando uno dei seguenti legami: o tra 2 e 3 o tra 3 e 1. Supponendo che i tre livelli presentino ciascuno un *feedback* negativo ($a_{ii} = -1$, con $i = 1, 2, 3$) al loro interno, allora la CM per questo sistema ha la seguente *struttura*⁶

$$A_1 = \begin{pmatrix} - & - & - \\ + & - & - \\ + & + & - \end{pmatrix}.$$

Con evidenza la matrice non soddisfa la condizione 4) e dunque non è qualitativamente stabile. Tuttavia se rimuoviamo il link tra il livello 3 e 1 (o in alternativa tra il livello 2 e 3), la CM si semplifica e assume la forma

$$A_2 = \begin{pmatrix} - & - & 0 \\ + & - & - \\ 0 & + & - \end{pmatrix}.$$

La matrice così ottenuta soddisfa tutti i criteri di stabilità enunciati e dunque è qualitativamente stabile.

Il presente esempio, oltre a mostrare il ‘funzionamento’ della CM, ripropone anche la tesi da cui siamo partiti: una rete semplice, con un numero inferiore di interazioni, è più stabile di una complessa.

⁶Con il termine *struttura* intendiamo qui, e nel proseguo della tesi, la disposizione dei coefficienti positivi e negativi all’interno della matrice.

2.2.2 Approccio con matrici random

Riassumendo quanto visto finora possiamo affermare che lo studio della stabilità di un sistema si riduce alla soluzione del problema agli autovalori per la CM. Questo ci permette di restringere il nostro campo di indagine, evitando di risolvere le equazioni differenziali che ne determinano la dinamica. È importante ricordare che la matrice in questione è determinata, oltre che dalla *dinamica del sistema*, anche dalla sua *biologia*: contiene infatti le relazioni tra le varie specie. Inoltre, nel paragrafo precedente, abbiamo visto come possa essere approcciata anche ‘solo’ qualitativamente.

Ma il vero obiettivo è studiare sistemi dove S , numero totale delle specie, è molto grande e l’intensità dell’interazione diversificata tra specie e specie. Come si costruisce una matrice così caratterizzata e come può essere risolta? Gardner e Ashby [11], attorno agli anni ‘70, studiarono la stabilità di grandi sistemi complessi i cui elementi erano connessi in modo *random*. Essi videro, con elaborazioni fatte al computer a 4, 7 e 10 variabili, che questi sistemi risultavano stabili fino ad un livello ‘critico’ di connettività, oltre il quale diventano improvvisamente instabili. Quasi si fosse in presenza di una ‘transizione di fase’ (Figura 2.5).

Studiamo dunque la stabilità delle CM con un approccio *random*. Sia dato

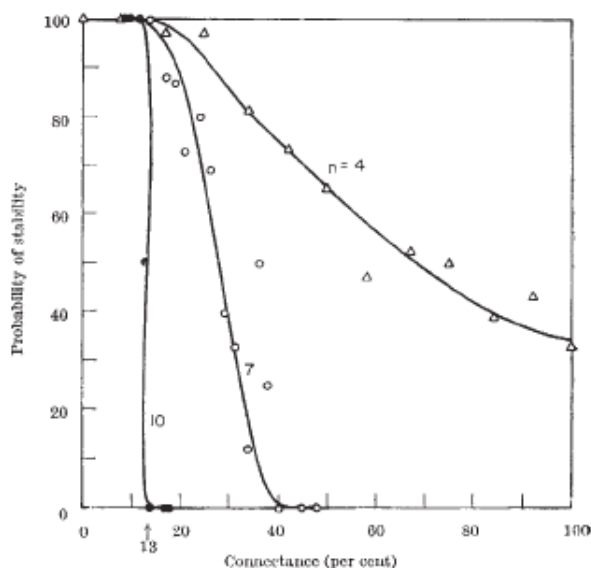


Figura 2.5: Variazione della stabilità al variare della connettività.

un sistema a S specie, con *self-interaction* negative. Stabiliamo una scala dei tempi unitaria. Definiamo così univocamente il valore degli elementi sulla diagonale della CM, ciascuno di essi vale $a_{ii} = -1$. ‘Accendiamo’ ora le

2.2. APPLICAZIONE AI SISTEMI ECOLOGICI: LA COMMUNITY MATRIX²³

interazioni. Definiamo la *connettività* C come probabilità di ciascuna coppia di elementi di entrare in relazione: essa esprime la percentuale di elementi diversi da zero nella matrice o, equivalentemente, il rapporto tra i *link* esistenti nella rete e quelli possibili. Dunque una parte degli elementi a_{ij} della matrice, che potrebbero accendersi al momento dell'interazione, non lo fanno: essi con probabilità $1 - C$ rimangono zero. Il valore dei rimanenti viene preso da una qualche distribuzione statistica e assumiamo che possano essere, con ugual probabilità, positivi o negativi. Per esempio prendiamo ciascun elemento della matrice da una *distribuzione statistica con valor medio zero e scarto quadratico medio* σ^2 . Consideriamo σ come l'espressione di una specie di 'forza media di interazione' il cui valor medio - per semplicità - può essere pensato comune a tutte le interazioni. Abbiamo così costruito un *ensemble* di matrici *random* a media zero e con *standard deviation* σ . È importante notare come in questo approccio la 'casualità' entra in gioco solo come scelta iniziale degli elementi a_{ij} che vanno a definire, di volta in volta, il particolare modello studiato. Lo studio poi della stabilità, inteso come soluzione del problema agli autovalori, è strettamente deterministico. In accordo con quanto già precedentemente affermato *il sistema di matrice A è stabile se - e solo se - gli autovalori di A hanno parte reale negativa*.

Dato un sistema con un numero fissato S di specie, connettività C e forza media di interazione σ , ci chiediamo, quale sia la probabilità $P(S, C, \sigma)$ che una particolare matrice, tratta dall'*ensemble*, corrisponda ad una comunità stabile.

Per S grandi, servendoci di tecniche analitiche sviluppate per lo studio di grandi matrici *random* (Appendice III), possiamo affermare [12] che la CM sarà *quasi certamente*⁷ *stabile*

$$P(S, C, \sigma) \rightarrow 1 \quad \text{per} \quad \sigma(SC)^{1/2} < 1 \quad (2.12)$$

e *quasi certamente instabile*

$$P(S, C, \sigma) \rightarrow 0 \quad \text{per} \quad \sigma(SC)^{1/2} > 1. \quad (2.13)$$

La caratteristica principale dei risultati ottenuti per grandi sistemi ($S \gg 1$) è che la *sharp transition* da un andamento stabile (2.12) ad uno instabile

⁷In teoria della probabilità, si dice che un evento accade *quasi certamente* se accade con probabilità uguale a uno. La differenza tra un evento *quasi certo* e uno *certo* è la stessa differenza tra un evento che accade con *probabilità uno* e uno che accade *sempre*. Se un evento è *certo* allora accadrà sempre e nessun risultato all'infuori di questo evento può mai accadere; se un evento è *quasi certo* allora i risultati all'infuori di questo evento sono teoricamente possibili. Tuttavia, la probabilità che si verifichino è minore di qualunque probabilità positiva si possa fissare e pertanto deve essere zero.

(2.13) si ha quando uno dei tre parametri (S , C o σ) in gioco supera un valore critico.

In sintesi questi *ensemble* di matrici *random* molto generali, che rappresentano reti ecologiche (o più correttamente CM) con interazioni miste, mostrano la seguente proprietà: all'aumentare della *complessità*⁸, definita come il prodotto tra il numero di specie S e la connettività C , avviene una transizione tra una fase in cui il sistema è stabile ad una in cui è instabile. Questa transizione è tanto più veloce quanto più il sistema ecologico è biodiverso (S grande) o connesso (C grande), ed il valore critico di complessità che dà questa transizione è determinato dall'equazione $\sigma(SC)^{1/2} = 1$.

Con riferimento alla disequaglianza (2.12), concludiamo osservando che due differenti sistemi con forza media di interazione rispettivamente σ_1 e σ_2 e connettività C_1 e C_2 hanno un carattere di stabilità simile se

$$\sigma_1^2 C_1 \simeq \sigma_2^2 C_2.$$

Altrimenti detto una rete è stabile se le specie che interagiscono con molte altre (C grande) lo fanno debolmente (σ piccolo) oppure, viceversa, quelle che interagiscono fortemente lo fanno con poche.

⁸Nel presente lavoro 'definiamo' *complessità* il prodotto SC .

Capitolo 3

Il modello Lotka-Volterra

In questo capitolo presentiamo il modello conosciuto con il nome di *Lotka-Volterra*¹ [13] e [14]: esso descrivere una dinamica di tipo preda-predatore $(-+)$ tra due o più specie. Se per un sistema a due specie è possibile delineare l'intera topologia nonlineare dello 'spazio delle fasi' (nel quale il punto rappresenta un possibile stato del sistema) e così effettuare un'analisi globale circa la sua stabilità, con l'aumentare del numero delle specie questa tecnica analitica di soluzione delle equazioni non è applicabile. Ma, come presenteremo nei paragrafi successivi, si possono ugualmente studiare analiticamente alcuni casi multi-specie con matrici a speciali simmetrie.

3.1 Il modello Lotka-Volterra

Il modello *Lotka-Volterra* costituisce la più semplice ed essenziale rappresentazione di una dinamica preda-predatore (da ora in poi p-P) a crescita continua. Nell'interazione nonlineare p-P tra le due specie una (la preda) costituisce il cibo dell'altra (il predatore) [6] e [5, cap 3].

Dette $H(t)$ (*herbivore or pray*) e $P(t)$ (*predator*) rispettivamente le popolazioni delle prede e dei predatori al tempo t , le equazioni del sistema sono

$$\begin{cases} \frac{dH(t)}{dt} = [a - \alpha P(t)] H(t) \\ \frac{dP(t)}{dt} = [-b + \beta H(t)] P(t) \end{cases} \quad (3.1)$$

¹Il modello prende il nome dai due matematici che per primi lo proposero: Alfred J. Lotka nel 1925 e Vito Volterra nel 1926.

con a , α , b e β costanti non negative. I parametri a e α fanno riferimento rispettivamente al tasso di crescita² e decrescita delle prede, mentre i parametri β e b fanno riferimento a quelli dei predatori³. La fortuna del modello è dovuta al fatto che, nonostante l'estrema semplicità ed il limitato realismo, riproduce fedelmente le proprietà di stabilità di una vasta classe di sistemi⁴. Nel caso $\alpha = \beta = 0$ (assenza di interazione) le due equazioni sono indipendenti e si hanno soluzioni della forma $H(t) = D \exp(at)$ (crescita esponenziale delle prede) e $P(t) = F \exp(-bt)$ (decrescita esponenziale dei predatori): le prede (i pesci⁵ piccoli) si nutrono del materiale a disposizione nel mare e crescono indefinitamente, mentre i predatori (i pesci grossi), che possono cibarsi solo dei pesci piccoli e non del materiale disperso nel mare, muoiono.

All'accendersi dell'interazione ($\alpha, \beta \neq 0$) le prede sono mangiate dai predatori ed il tasso di crescita di $P(t)$, per $H(t)$ abbastanza grande, diventa positivo, mentre, per $P(t)$ abbastanza grande, diventa negativo il tasso di crescita di $H(t)$ (il prodotto $H(t)P(t)$, in termini di interazione, corrisponde ad un effetto proporzionale alla probabilità di incontro). Si vede subito che esistono due soluzioni particolari stazionarie, precisamente la soluzione banale $H^* = P^* = 0$ (morte), ma anche la soluzione più interessante $H^* = b/\beta$ e $P^* = a/\alpha$ (vita).

L'analisi degli autovalori della CM ci permette di studiare il carattere di stabilità del sistema (3.1) per i suoi punti di equilibrio (H^*, P^*). Essa, in accordo con la (2.10), ha la forma 2×2

$$A = \begin{pmatrix} a - \alpha P(t) & -\alpha H(t) \\ \beta P(t) & -b + \beta H(t) \end{pmatrix} \Big|_{H^*, P^*}.$$

I caso: $H^* = b/\beta$ e $P^* = a/\alpha$.

Gli autovalori in questo caso sono la coppia complessa coniugata di numeri immaginari puri

$$\lambda_{H,P} = \pm i(ab)^{1/2}.$$

Poiché entrambi gli autovalori hanno parte reale nulla (Figura 2.3), siamo nel caso della *neutral stability* ovvero, se spostato dall'equilibrio, il sistema non si comporta né in modo stabile (torna al punto di partenza) né instabile (la perturbazione cresce all'infinito), ma oscilla attorno al valore di equilibrio delle popolazioni (Figura 3.1).

²Le prede infatti, in assenza di predatori, si sviluppano con un potenziale biologico di tipo malthussiano.

³I predatori, in assenza di prede, si estinguono con un potenziale biologico malthussiano.

⁴Ciò che è contenuto nelle parentesi quadre della (3.1) corrisponde al prim'ordine dello sviluppo, attorno ad un punto di equilibrio, di una vasta classe di modelli più generali.

⁵Nello studio originario di Volterra le specie in questione erano pesci.

II caso: $H^* = P^* = 0$.

Contrariamente a quanto appena visto, questa soluzione è instabile⁶ (Figura 2.2) in quanto se introduciamo una preda nel sistema che ha raggiunto l'estinzione essa si riproduce, aumentandone la popolazione, secondo una crescita malthussiana (Figura 3.1).

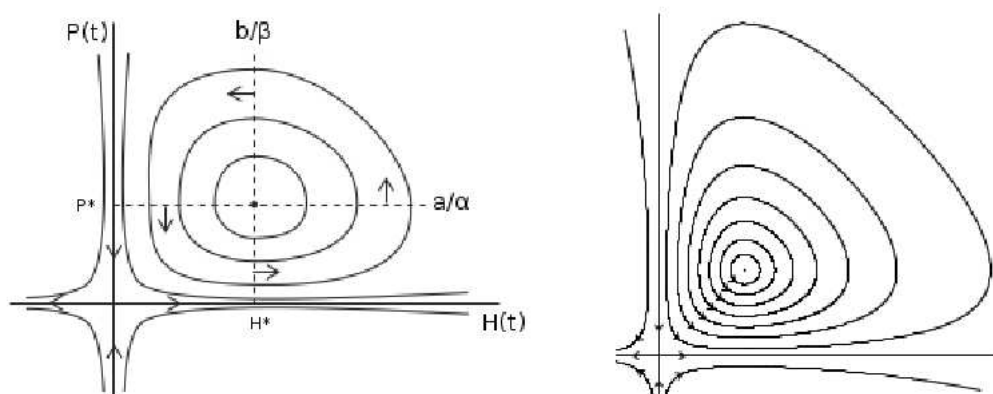


Figura 3.1: Ritratto in fase per il sistema Lotka-Volterra. A sinistra figura 'a mano', a destra figura ottenuta mediante integrazione numerica ($a = \alpha = b = \beta = 1$).

In altre parole la dinamica oscilla attorno al punto di equilibrio di coesistenza trovato, con massimi e minimi succedentesi per $H(t)$ e $P(t)$ tra loro sfasati (Figura 3.2).

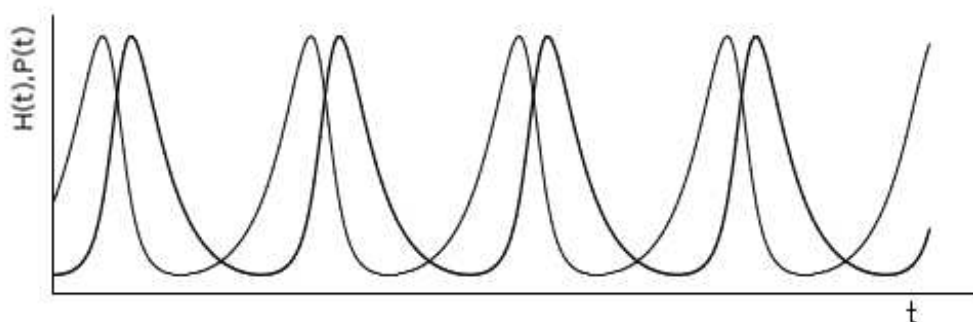


Figura 3.2: Andamento nel tempo di $H(t)$ e $P(t)$.

⁶È facile vedere che in questo caso vale $\lambda_H = a$ e $\lambda_P = -b$.

3.1.1 Il caso $2n$ -specie

Estendiamo quanto visto finora al caso $2n$ -specie, ovvero studiamo un sistema a n -predatori con $P_i(t)$ popolazione dell' i -esima specie ($i = 1, 2, \dots, n$) e n -prede con popolazione $H_i(t)$. Le equazioni analoghe alla (3.1) per questo caso sono

$$\begin{cases} \frac{dH_i(t)}{dt} = \left[a_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} P_j(t) \right] H_i(t) \\ \frac{dP_i(t)}{dt} = \left[-b_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} H_j(t) \right] P_i(t) \end{cases} \quad (3.2)$$

con tutti i parametri positivi, come visto in precedenza.

L'equilibrio P_i^* degli n -predatori, oltre alla soluzione banale (instabile) $\mathbf{P}^* = \mathbf{H}^* = 0$, si trova eguagliando a zero il termine tra parentesi quadre nella prima riga della (3.2). Il sistema delle n -equazioni lineari associate può essere così scritto nella forma compatta

$$\alpha \mathbf{P}^* = \mathbf{a} \quad (3.3)$$

con α matrice $n \times n$ di elementi α_{ij} , \mathbf{P}^* e \mathbf{a} vettori colonna. Allo stesso modo, per l'equilibrio H_i^* delle prede, vale

$$\beta \mathbf{H}^* = \mathbf{b}. \quad (3.4)$$

L'unica restrizione a cui va soggetto il nostro modello è che i coefficienti che compaiono in (3.3) e (3.4) diano risultati positivi per tutte le popolazioni all'equilibrio (*feasibility condition*).

Come in precedenza, in accordo con (2.10), si ottiene una CM che in questo caso ha la forma di una matrice a blocchi $2n \times 2n$

$$A = \left(\begin{array}{c|c} 0 & -\alpha^* \\ \hline \beta^* & 0 \end{array} \right). \quad (3.5)$$

I due blocchi diagonali rappresentano le interazioni all'interno delle singole specie (per il modello costruito sono matrici nulle), mentre α^* e β^* sono le matrici $n \times n$ con elementi rispettivamente

$$\alpha_{ij}^* = H_i^* \alpha_{ij} \quad \text{e} \quad \beta_{ij}^* = P_i^* \beta_{ij}.$$

I $2n$ autovalori della matrice (3.5) compaiono in n -coppie ciascuna avente la forma [5, p 45]

$$\lambda_1 = \zeta + i\xi \quad \text{e} \quad \lambda_2 = -\zeta - i\xi.$$

Ovvero per ogni autovalore con parte reale positiva ne corrisponde uno con parte reale negativa [15] e Appendice I. Di conseguenza o tutti gli autovalori

hanno parte reale nulla, ricadiamo così nel caso visto in precedenza della *neutral stability* (Figura 3.3). Oppure almeno uno ha parte reale positiva e siamo nell'instabilità (Figura 3.4). Il sistema n -prede e n -predatori dunque al meglio ha la stesse proprietà di stabilità del corrispondente modello p-P ed in generale il modello a molte specie è instabile piuttosto che oscillante. Ancora una volta ci troviamo di fronte ad un caso in cui la complessità diminuisce la stabilità.

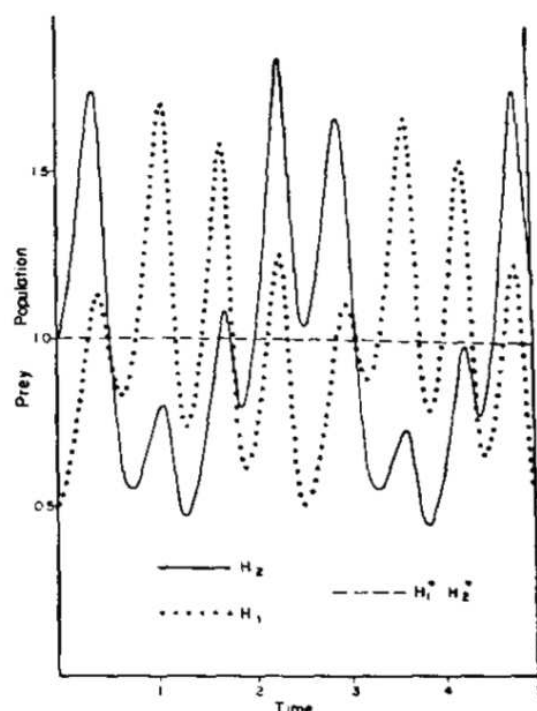


Figura 3.3: Caso 2p-2P, autovalori con parte reale nulla: oscillazione nelle prede. Si noti come l'ampiezza delle oscillazione aumenta rispetto al caso p-P, inoltre la presenza di due frequenze di oscillazione complica il tracciato.

3.2 Modelli a $2n$ -specie con simmetrie speciali

In questa sezione studiamo due casi del modello Lotka-Volterra a molte specie con simmetrie speciali che ci permettono di fare considerazioni analitiche sugli autovalori della CM. Prima di procedere generalizziamo la forma delle equazioni rispetto a quanto visto finora.

Possiamo estendere i risultati fin qui ottenuti ad una vasta classe di modelli

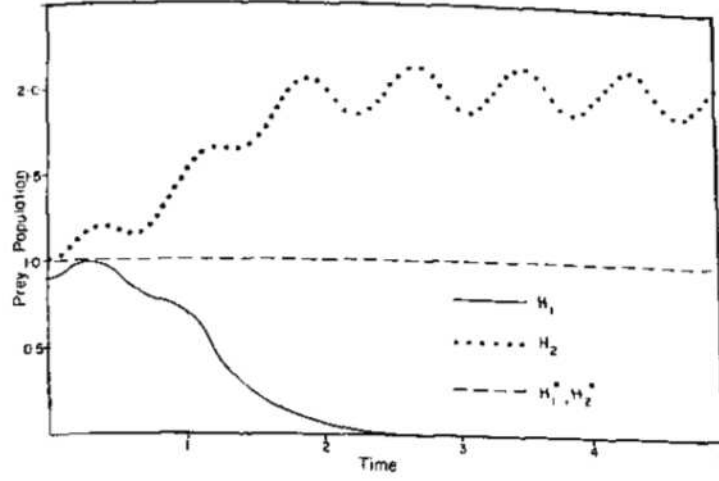


Figura 3.4: Caso 2p-2P, autovalori con parte reale non nulla: oscillazione nelle prede. Si noti come una specie tende a ‘sparire’ e l’altra ad ‘esplodere’.

nei quali la dinamica delle S specie interagenti è descritta da equazioni della forma

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = \left[G_i(N_1, N_2, \dots, N_j, \dots, N_S)_{j \neq i} \right] F_i(N_i). \quad (3.6)$$

Ovvero il tasso di crescita della i -esima specie non dipende dalle interazioni all’interno della specie stessa e così può essere fattorizzato⁷. Assumiamo inoltre che gli S equilibri (diversi da zero) delle popolazioni si ottengono risolvendo l’equazione $G_i = 0$. Si vede facilmente che le (3.2) sono un caso particolare della più generale (3.6) con $F(N) \equiv N$ e G lineare. Come visto nel paragrafo precedente, le perturbazioni nella (3.6) conducono al meglio ad un comportamento puramente oscillatorio⁸, ma più in generale l’equilibrio è instabile ed il sistema tende a semplificarsi, per mezzo dell’ ‘espulsione’ delle specie, al fine di raggiungere la stabilità [15].

⁷Questa assunzione implica in fatto che gli elementi diagonali della CM siano tutti nulli: $a_{ii} = 0$.

⁸Autovalori della CM con parte reale nulla e dunque giacenti sull’asse dei numeri immaginari puri.

3.2.1 Le equazioni p-P con matrice antisimmetrica

Studiamo un caso speciale dell'equazione (3.6) per un sistema ad S specie interagenti, ciascuna con popolazione $N_i(t)$

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = \left[a_i - \sum_{j=1}^S \alpha_{ij} N_j(t) \right] N_i(t) \quad (3.7)$$

nella quale i coefficienti di interazione α_{ij} sono *antisimmetrici*, ovvero

$$\alpha_{ij} = -\alpha_{ji}$$

(con elementi nulli sulla diagonale $\alpha_{ii} = 0$). La scelta fatta può essere così interpretata: se il coefficiente $\alpha_{ij} > 0$ la j -esima specie preda la i -esima, se invece $\alpha_{ij} < 0$ allora la j -esima specie è predata dalla i -esima. La stessa specie dunque può agire, nelle sue diverse interazioni, sia da preda che da predatore. Dal punto di vista fisico il valore assunto dai coefficienti α_{ij} può essere interpretato come misura dell'efficienza dei predatori, mentre la loro antisimmetria esprime l'idea che i guadagni delle popolazioni dei predatori sono direttamente proporzionali alle perdite delle prede.

Al solito, eguagliando a zero il termine tra parentesi quadre nella (3.7), otteniamo il valore di equilibrio N_i^* di ciascuna popolazione

$$a_i = \sum_{j=1}^S \alpha_{ij} N_j^*.$$

Lo studio degli autovalori di questo sistema mette in luce la sua natura del tutto speciale. Sapendo che una matrice antisimmetrica ha autovalori immaginari puri (Appendice I), possiamo affermare che il sistema (3.7), se perturbato, segue un andamento puramente oscillatorio⁹. Siamo dunque nel caso della *neutral stability* in contrasto con il risultato ottenuto per il sistema più generale (3.2).

3.2.2 Il modello competitivo con matrice simmetrica

In questo secondo modello a simmetria speciale, particolarizziamo l'equazione (3.7) imponendo i seguenti vincoli: $a_i > 0$ e α_{ij} non negativi. Come si vede questo caso, a differenza di quelli visti nei paragrafi precedenti, prevede anche

⁹Sebbene la CM abbia elementi $a_{ij} = -N_i^* \alpha_{ij}$ e non semplicemente $-\alpha_{ij}$, il teorema vale lo stesso (Appendice I).

interazioni all'interno della stessa specie: infatti non è espressamente richiesto che i coefficienti α_{ii} siano zero.

Precisiamo ulteriormente il modello proposto assumendo che la matrice α sia *simmetrica*

$$\alpha_{ij} = \alpha_{ji}. \quad (3.8)$$

MacArthur [16] mostra (Appendice II) che la 'competizione' minimizza la forma quadratica

$$Q(t) = \sum_{i,j=1}^S \left(N_i(t) - N_i^* \right) \alpha_{ij} \left(N_j(t) - N_j^* \right)$$

ovvero

$$\frac{dQ(t)}{dt} \leq 0. \quad (3.9)$$

Il risultato è particolarmente interessante nel caso, che solitamente si realizza, in cui la matrice α è definita positiva¹⁰. In questo caso anche la quantità Q è positiva

$$Q(t) > 0 \quad (3.10)$$

per tutti i valori delle popolazioni, eccetto all'equilibrio che vale zero.

Scopriamo dunque, per la (3.9) e (3.10), che Q è una *funzione di Ljapunov*¹¹ per il sistema e, di conseguenza, lo studio della stabilità globale è legittimato dallo studio della stabilità del sistema linearizzato nei pressi dell'equilibrio. Notiamo come l'esistenza di $Q(t)$ garantisce la stabilità del sistema anche per

¹⁰Avendo autovalori necessariamente reali per la sua forma simmetrica, basta che siano tutti positivi.

¹¹Basti qui solo richiamare l'enunciato del teorema che formalizza il legame tra presenza di costanti del moto e stabilità dei punti di equilibrio di un sistema. Rimandiamo alla letteratura [6, pp 16-18] specifica sui sistemi dinamici per l'approfondimento e le relative dimostrazioni.

Teorema 3.1 (Teorema di Ljapunov). *Sia \mathbf{c} un punto di equilibrio per il sistema $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ in $\mathcal{D} \subset \mathbb{R}^n$. Se in un intorno U_0 di \mathbf{c} esiste una funzione differenziabile $\mathcal{W} : U_0 \rightarrow \mathbb{R}$ ('funzione di Ljapunov'), che gode delle due seguenti proprietà:*

- a) \mathcal{W} ha un minimo stretto in \mathbf{c} , ovvero si ha $\mathcal{W}(\mathbf{x}) > \mathcal{W}(\mathbf{c})$ in $U_0 \setminus \{\mathbf{c}\}$;
- b) la sua derivata di Lie soddisfa la disuguaglianza $\dot{\mathcal{W}}(\mathbf{x}) \leq 0$ in U_0 ;

allora \mathbf{c} è punto di equilibrio stabile per tempi positivi. Se poi \mathcal{W} soddisfa la condizione, più forte di b):

- b') $\dot{\mathcal{W}}(\mathbf{x}) < 0$ per $\mathbf{x} \in U_0 \setminus \{\mathbf{c}\}$*

allora \mathbf{c} è asintoticamente stabile per tempi positivi.

piccole rotture della simmetria della CM. Mentre per il sistema p-P studiato nel paragrafo precedente (3.7) l'antisimmetria è strettamente necessaria per garantire la stabilità del sistema, qui invece $Q(t)$ rimane comunque minimizzata dalla competizione¹².

Nonostante la richiesta di avere la matrice dei coefficienti di competizione definita positiva sia molto stringente, il fatto che i coefficienti siano simmetrici non dà al sistema quella 'fragilità' che si verifica nel caso antisimmetrico. La differenza sostanziale tra i risultati strutturalmente instabili del primo caso rispetto ai risultati strutturalmente stabili del secondo sta nel fatto che mentre in quello si richiede che tutti gli autovalori della CM stiano 'esattamente' sull'asse immaginario, in questo no.

Un'ultima annotazione: MacArthur [16] mostra come la struttura simmetrica della matrice porta in sé anche un'altra conseguenza importante. Nel passaggio da una matrice simmetrica $S \times S$ ad una $(S+1) \times (S+1)$, ovvero aggiungendo una riga ed una colonna alla matrice iniziale, il più piccolo autovalore della matrice aumentata è minore, o al più uguale, di quello della matrice di partenza¹³. Ovvero, citando MacArthur, «quando aggiungiamo un'ulteriore specie ad una comunità di competitori con una matrice α simmetrica, la stabilità, misurata dall'autovalore più piccolo, non può aumentare e solitamente decresce» [16, pp 9-10].

Al netto di alcune precisazioni che si dovrebbero fare¹⁴, in generale il modello simmetrico a S -specie non solo è più stabile del modello a $(S+1)$ -specie, ma in particolare ogni singola specie, presa isolatamente, è più stabile, cioè ha un tempo di smorzamento più rapido della perturbazione, di quando interagisce con le altre. Ancora una volta ci troviamo di fronte all'affermazione da cui siamo partiti: l'aumentare delle specie nel modello porta all'instabilità.

¹²Se passiamo infatti dalla (3.8) a $\alpha_{ji} = \alpha_{ij} + \varepsilon_{ij}$, dove ε è una quantità piccola se confrontata col più piccolo autovalore della matrice A , gli autovalori $\lambda(A')$ della matrice $A' = A + \varepsilon B$ differiscono di poco dagli autovalori $\lambda(A)$ della matrice originale A ma $Q(t)$ resta invariata.

¹³Siano $\lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_S$ gli autovalori reali della matrice simmetrica α . Se aggiungiamo una specie al modello, ovvero una riga ed una colonna alla matrice, gli autovalori $\mu_1 \leq \mu_2 \leq \dots \leq \mu_{S+1}$ della matrice aumentata sono tali che $\mu_1 \leq \lambda_1 \leq \mu_2 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_S \leq \mu_{S+1}$ [17]. Poiché la velocità di avvicinamento ad un equilibrio è più lenta in corrispondenza dell'autovalore minore, λ_1 diventa, in un certo senso, una misura della stabilità del sistema: più grande è λ_1 e più stabile è il sistema. Ma il più piccolo autovalore della matrice del sistema aumentato è $\mu_1 \leq \lambda_1$ così che la comunità a $(S+1)$ -specie non può essere più stabile di quella di partenza.

¹⁴Ricordiamo ad esempio che lo studio del problema agli autovalori è fatto non semplicemente sugli elementi α_{ij} , bensì sugli $a_{ij} = -N_i^* \alpha_{ij}$.

Capitolo 4

Criteri di stabilità per ecosistemi complessi

I risultati illustrati nel precedente capitolo riassumono quello che in letteratura è noto come il *paradosso della stabilità-complessità* [18, p 228] o anche *May's paradox* [19, p 65]. Le soluzioni ottenute da May [5], essendo in contraddizione con le osservazioni empiriche, sembrano infatti essere ‘paradossali’. Negli ecosistemi reali, come ad esempio le foreste tropicali, si osserva che la complessità e la biodiversità favoriscono la ‘resistenza’ alle perturbazioni, rispetto ad ecosistemi più semplici con poche specie.

Un'ipotesi fondamentale nell'approccio di May è che le specie, e quindi la CM, interagiscono in modo completamente *random* e senza alcun tipo di *auto-organizzazione*. In realtà in molti casi [20], [21] e [22] si osserva che le reti ecologiche reali possiedono delle architetture ben definite. In questo capitolo, con riferimento agli articoli di Allesina [23] e [19], estendiamo i risultati di May a questi differenti tipi di modelli ‘strutturati’.

Le matrici proposte da May hanno una struttura *random* dove ogni tipo di interazione (ad esempio p-P, mutualistica o competitiva) avviene con la stessa probabilità (data dalla connettività della rete) e questo, per sistemi molto grandi, si traduce in una frequenza di tipi di interazione fissata. Per esempio nel modello di May le interazioni p-P sono il doppio di quelle mutualistiche o competitive (Tabella 4.1) [23, Supplementary Information (da ora in poi SI) p 8].

Nel nostro studio troveremo differenze sensibili tra modelli p-P, che tendono alla stabilità, e modelli mutualistici o competitivi, che tendono all'instabilità. Anticipiamo che comunque, inserire questo ingrediente di realismo nel modello, non risolverà il ‘paradosso della stabilità’, lasciandolo come un problema tuttora aperto nella letteratura contemporanea.

Nel presente capitolo forniremo criteri di stabilità analitici per i tre modelli

tipo di interazioni	segni di a_{ij} e a_{ji}	frequenza
assenza di interazioni	$(0, 0)$	$(1 - C)^2$
preda-predatore	$(+, -)$ o $(-, +)$	$C^2/2$
competitive	$(-, -)$	$C^2/4$
mutualistiche	$(+, +)$	$C^2/4$

Tabella 4.1: Frequenza delle interazioni nelle grandi matrici *random*.

citati (p-P, mutualistico e competitivo sia separati che combinati) e li useremo per dimostrare che la probabilità di stabilità per un sistema p-P decresce quando si impone al modello una *struttura realistica*¹ oppure laddove ci sia una larga predominanza di *interazioni deboli*². Più in generale vedremo come le *strutture realistiche* e le *interazioni deboli* modificano la stabilità dei vari modelli.

Notiamo infine come questi risultati, circa la stabilità delle reti, sono stati ottenuti separando il contributo dell'aspetto *strutturale del modello* dal *valore delle singole interazioni*: reti del tipo p-P, arbitrariamente grandi e complesse, sono stabili a patto che le specie siano fortemente accoppiate.

4.1 Studio dei modelli

4.1.1 Modello di May

Riprendiamo qui quanto visto nel capitolo due, illustrando il ‘paradosso’ della complessità-stabilità alla luce di alcuni teoremi sulla distribuzione degli autovalori delle matrici *random*.

Supponiamo che due specie j e i interagiscano tra loro con probabilità C e che il valore dell'interazione sia estratta da una distribuzione tale che a_{ij} prende i valori della variabile casuale X con valor medio $\mathbb{E}[X] = 0$ e varianza $\text{Var}(X) = \sigma^2$. Mentre, con probabilità $1 - C$, a_{ij} sia zero. Risulta così essere

$$\mathbb{E}[a_{ij}]_{i \neq j} = 0 \quad \text{e} \quad \text{Var}(a_{ij})_{i \neq j} = C\sigma^2.$$

Per il momento poniamo a zero i termini sulla diagonale.

In accordo con la *Girko's circular law* e la sua generalizzazione di Tao *et al.*

¹*realistic food web structure*

²*weak interactions*

[23, SI p 5], per una distribuzione *qualsiasi* a media zero, varianza limitata e numero delle specie $S \rightarrow \infty$, gli autovalori di A sono uniformemente distribuiti in un cerchio di raggio $\sigma\sqrt{SC}$ centrato in $(0,0)$ (Appendice III). Introduciamo ora l'effetto prodotto dagli elementi sulla diagonale di A , che rappresentano le interazioni di una specie con se stessa³, ponendoli uguali a $-d$: questo sposta il centro del cerchio che ora risulta essere $(-d, 0)$ (Figura 4.1). La misura del raggio rimane invariata.

Perché il sistema sia stabile gli autovalori devono essere interamente contenuti nel semipiano sinistro, ovvero devono avere parte reale negativa: il raggio dunque deve essere minore di d . Scriviamo allora la condizione di stabilità mettendo in evidenza le quantità rilevanti al fine del nostro studio ovvero la complessità della rete (\sqrt{SC}) ed il rapporto tra valore dei termini sulla diagonale e deviazione standard della distribuzione ($\theta = d/\sigma$). Come detto il sistema è stabile se l'intero cerchio è contenuto nel semipiano sinistro, ne consegue che, per questo tipo di matrici, il criterio di stabilità risulta essere

$$\sqrt{SC} < \frac{d}{\sigma} = \theta. \quad (4.1)$$

Notiamo infine come il risultato ottenuto non dipenda dalla particolare distribuzione di X scelta.

4.1.2 Modello preda-predatore

Nelle reti p-P le interazioni sono accoppiate con segni opposti: laddove $a_{ij} > 0$ allora $a_{ji} < 0$. Di volta in volta, con probabilità C , estraiamo per ogni coppia $(a_{ij}, a_{ji})_{i \neq j}$ il valore dell'interazione dalla distribuzione $|X|$ e $-|X|$ rispettivamente. Mentre la probabilità che entrambi siano zero è al solito $(1 - C)$. Come nel modello precedente anche qui risulta essere $\mathbb{E}[a_{ij}]_{i \neq j} = 0$ e $\text{Var}(a_{ij})_{i \neq j} = C\sigma^2$ ma, a differenza di quanto visto prima⁴, il vincolo sulle coppie di interazioni fa sì che la correlazione sia negativa, ovvero⁵

$$\mathbb{E}[a_{ij}a_{ji}]_{i \neq j} = -C\mathbb{E}^2[|X|]. \quad (4.2)$$

In accordo con il teorema della *elliptic law* (Appendice III), per S grandi, gli autovalori della matrice $A/(\sigma\sqrt{SC})$ sono distribuiti nell'ellisse $(x/a)^2 + (y/b)^2 \leq 1$ con semiassi $a = 1 + \tau$ e $b = 1 - \tau$ dove

$$\tau = S\mathbb{E} \left[\frac{a_{ij}}{\sigma\sqrt{SC}} \frac{a_{ji}}{\sigma\sqrt{SC}} \right] = \frac{S}{\sigma^2 SC} \mathbb{E}[a_{ij}, a_{ji}] = -\frac{\mathbb{E}^2[|X|]}{\sigma^2}. \quad (4.3)$$

³*self-regulation*

⁴La correlazione nel modello 'di May' è zero poiché gli elementi della matrice sono tra loro indipendenti.

⁵Dalla definizione di correlazione, sapendo che in questo caso la media è zero.

Riscalando (ovvero moltiplicando la matrice per un fattore $\sigma\sqrt{SC}$), otteniamo autovalori di A distribuiti in modo uniforme in una ellisse con semiasse orizzontale e verticale rispettivamente

$$a = \sigma\sqrt{SC} \left(1 - \frac{\mathbb{E}^2[\|X\|]}{\sigma^2}\right) \quad \text{e} \quad b = \sigma\sqrt{SC} \left(1 + \frac{\mathbb{E}^2[\|X\|]}{\sigma^2}\right).$$

Come nel caso precedente, per includere gli effetti delle interazioni sulla diagonale, inseriamo i coefficienti $a_{ii} = -d$. Il sistema ora è stabile qualora $a = \sigma\sqrt{SC} \left(1 - \frac{\mathbb{E}^2[\|X\|]}{\sigma^2}\right) < d$ che, per omogeneità con quanto ottenuto nel caso precedente, riscriviamo come

$$\sqrt{SC} < \frac{\theta}{\left(1 - \frac{\mathbb{E}^2[\|X\|]}{\sigma^2}\right)}. \quad (4.4)$$

I due modelli ('di May' e p-P) non differiscono per la distribuzione da cui i valori delle coppie sono presi, ma per il tipo di interazione che le lega. Questo spiega la maggiore stabilità del secondo rispetto al primo: accoppiare gli elementi con segni opposti produce un $\tau < 0$.

La maggior stabilità del modello p-P, rispetto a quello studiato in precedenza, può essere compresa anche da un'altra prospettiva: gli autovalori hanno media $-d$ in entrambi i casi (la traccia della CM vale infatti sempre $-dS$), ma in questo secondo caso la loro varianza, per S grandi, è [24]

$$\text{Var}(\lambda) = (S-1)\mathbb{E}[a_{ij}a_{ji}]_{i \neq j} = (S-1)C\tau\sigma^2,$$

dove, nella seconda uguaglianza, abbiamo usato la (4.3). Così mentre nel caso 'di May' la varianza degli autovalori è zero, nel caso p-P è negativa⁶ essendo $\tau < 0$. Il valore negativo è dovuto al fatto che la parte immaginaria degli autovalori è più grande di quella reale (mentre nel caso 'di May' le due varianze si equivalgono). Quanto trovato è in accordo la forma ellittica della disposizione degli autovalori nel modello p-P e circolare in quello 'di May' (Figura 4.1).

4.1.3 Modello competitivo-mutualistico combinato

Matrici in cui le coppie delle specie interagiscono con ugual probabilità in modo mutualistico o competitivo conducono ad un valore di τ che ha la stessa grandezza trovata nel caso p-P ma con segno opposto essendo ora la

⁶La varianza può essere negativa perché gli autovalori sono complessi coniugati.

correlazione (4.2) positiva. Dal momento che la stabilità è determinata dal valore negativo di τ , allora l'inversione di segno comporta una crescita nell'instabilità.

Le matrici ‘miste’ sono costruite come nel caso p-P visto in precedenza, con la differenza che prendiamo in modo diverso il segno dei coefficienti: con uguale probabilità estraiamo, di volta in volta, sia dalla distribuzione di $|X|$ che di $-|X|$ entrambi i valori a_{ij} e a_{ji} . Questo procedimento garantisce che i due coefficienti abbiano lo stesso segno: metà delle specie interagiscono mutualisticamente e metà competitivamente. Nella matrici ‘miste’ così costruite $\mathbb{E}[a_{ij}]_{i \neq j} = 0$ e $\text{Var}(a_{ij})_{i \neq j} = C\sigma^2$, come nel modello ‘di May’ e p-P, ma la correlazione diventa ora

$$\mathbb{E}[a_{ij}a_{ji}]_{i \neq j} = C\mathbb{E}^2[|X|]$$

dove, rispetto al caso p-P, il segno meno è sparito. Seguendo lo stesso procedimento visto in precedenza per il caso p-P [23, Main Text (da qui in poi MT) p 1], nel caso di una combinazione equiprobabile di interazioni competitive e mutualistiche, gli autovalori sono contenuti in un’ellisse allungata orizzontalmente (Figura 4.1) ed il criterio di stabilità diventa

$$\sqrt{SC} < \frac{\theta}{\left(1 + \frac{\mathbb{E}^2[|X|]}{\sigma^2}\right)}. \quad (4.5)$$

Ancora due annotazioni. Poiché la quantità $\frac{\mathbb{E}[|X|]}{\sigma}$ è positiva per qualsiasi distribuzione di X , i criteri (4.1), (4.4) e (4.5) determinano una precisa gerarchia nella stabilità dei sistemi studiati: le matrici miste sono le meno stabili, quelle ‘di May’ sono intermedie e quelle p-P sono le più stabili. Considerazioni basate sia sulla *qualitative stability* che sulle *simulazioni numeriche* sono in accordo con questa gerarchia.

Inoltre in tutti e tre i modelli il valore medio di interazione è zero e i coefficienti sono presi dalla stessa distribuzione. Possiamo allora mescolare i valori delle interazioni così da trasformare una rete da un tipo ad un altro: le variazioni nella stabilità sono date esclusivamente dalla sistemazione delle coppie di coefficienti. Si ottengono così criteri di stabilità per tutte le combinazioni lineari dei tre casi analizzati.

4.1.4 Modelli competitivi e mutualistici separati

Due casi importanti dal punto di vista ecologico tuttavia producono una *forza media di interazione*⁷ [23, MT p 1] diversa a zero. Come sappiamo, le *reti*

⁷*mean interaction strenght*

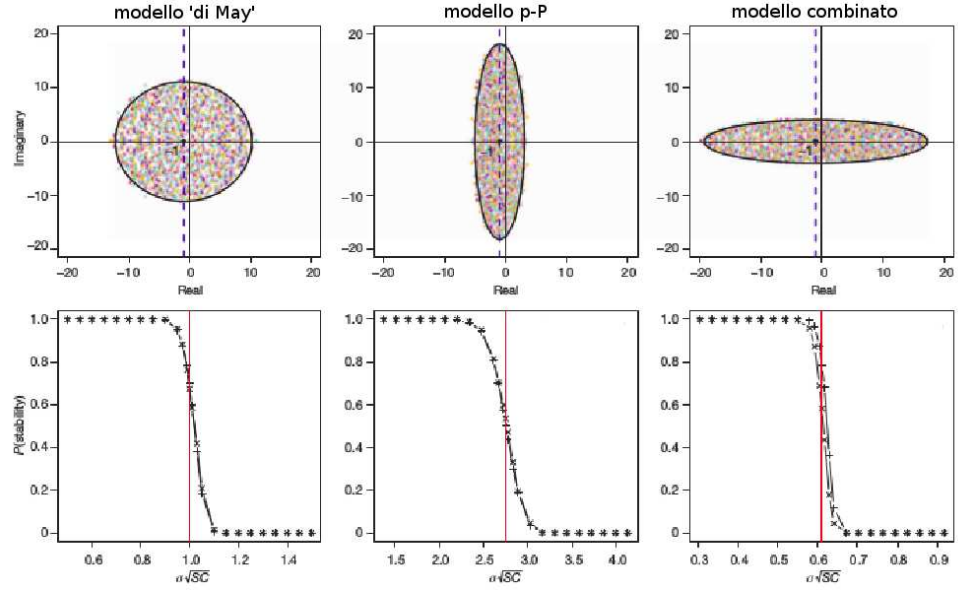


Figura 4.1: Distribuzione degli autovalori e corrispondenti profili di stabilità.

mutualistiche le interazioni sono tutte positive, mentre in quelle *competitive* sono negative. In entrambi i casi tutti gli autovalori, eccetto uno detto ‘somma della riga’, sono contenuti in una ellisse.

Nel caso *mutualistico* in cui tutte le coppie di interazioni, tratte indipendentemente da una distribuzione di $|X|$ con probabilità C , sono positive, il criterio di stabilità risulta essere

$$\frac{(S-1)C\mathbb{E}[|X|]}{\sigma} < \theta \quad \text{modello mutualistico.} \quad (4.6)$$

Mentre nel caso *competitivo*, nel quale le coppie di interazioni sono tratte dalla distribuzione di $-|X|$ con probabilità C , il criterio, posto che

$$B = (1-C)\mathbb{E}^2[|X|],$$

è

$$\frac{\sqrt{SC}}{\sigma} \left(\frac{\sigma^2 + 2B}{\sqrt{\sigma^2 + B}} \right) + \frac{C\mathbb{E}[|X|]}{\sigma} < \frac{d}{\sigma} = \theta \quad \text{modello competitivo.} \quad (4.7)$$

In entrambi i casi la stabilità decresce rapidamente al crescere della complessità e le matrici mutualistiche risultano essere meno stabili della loro controparte competitiva. Andiamo ora alla derivazione dettagliata dei criteri di stabilità (4.6) e (4.7) per i due modelli.

a) il problema agli autovalori

Sia A' una CM *mutualistica* qualsiasi, ovvero $a'_{ij} \geq 0 \quad \forall i, j$, con tutti zero sulla diagonale. Di conseguenza $-A'$, essendo $-a'_{ij} \leq 0$, è la corrispondente matrice *competitiva*. Per ogni autovalore λ di A' , $-\lambda$ è l'autovalore di $-A'$. Questo significa che gli autovalori delle CM mutualistiche, con entrate zero nella diagonale, sono legati ai corrispondenti autovalori delle matrici competitive dalla relazione

$$\lambda(A') = -\lambda(-A').$$

Più in generale, se la CM ha valori $-d$ (con $d > 0$) sulla diagonale, gli autovalori sono spostati a sinistra di una quantità pari a d rispetto al caso $d = 0$ (Figura 4.2). Così gli autovalori λ della matrice mutualistica A' , con zero sulla diagonale, diventano adesso $\lambda^A = \lambda - d$ per la matrice $A = A' - dI$. Si noti che A è ancora mutualistica ed ha valori $-d$ sulla diagonale. Similmente per il caso competitivo vale $C = -A' - dI = -A - 2dI$ con autovalori della forma

$$\lambda^C = -\lambda - d = -\lambda^A - 2d,$$

con λ e λ^A rispettivamente autovalori di A' e A .

Sia λ_1^A l'autovalore della matrice mutualistica A con la parte reale maggiore e λ_2^A con parte reale minore. Per il *mapping* appena visto $\lambda_2^C = -\lambda_2^A - 2d$ ha parte reale maggiore tra gli autovalori di $C = -A - 2dI$. Perciò nel caso *mutualistico* (Figura 4.2) il sistema è stabile per

$$\lambda_1^A < 0 \quad \text{modello mutualistico,}$$

mentre nel caso *competitivo* (Figura 4.2) il sistema è stabile per

$$\lambda_2^C = -\lambda_2^A - 2d < 0 \quad \text{modello competitivo.}$$

Pertanto, per trovare i criteri di stabilità dei due casi separati dobbiamo scrivere le espressioni esplicite rispettivamente di λ_1^A e di λ_2^A .

Supponiamo che A sia una CM mutualistica, con S numero (grande) delle specie e C connettività. Generata in modo *random* con X che segue una distribuzione statistica tale per cui $\mathbb{E}[X] = 0$ e $\text{Var}(X) = \sigma^2$. Per questa matrice, con $a_{ii} = -d$, vale

$$\mathbb{E}[a_{ij}]_{i \neq j} = C\mathbb{E}[|X|],$$

$$\text{Var}(a_{ij})_{i \neq j} = \mathbb{E}[a_{ij}^2]_{i \neq j} - \mathbb{E}^2[a_{ij}]_{i \neq j} = C(\sigma^2 + \mathbb{E}^2[|X|]) - C^2\mathbb{E}^2[|X|] = C[\sigma^2 + (1-C)\mathbb{E}^2[|X|]].$$

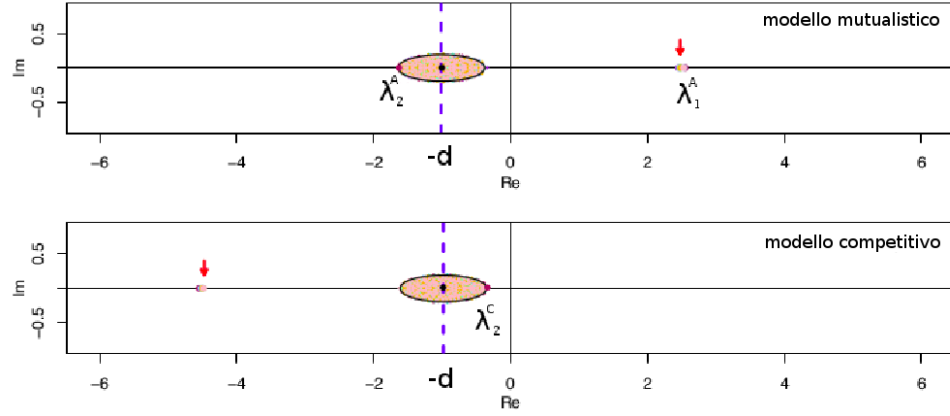


Figura 4.2: Distribuzione degli autovalori per i modelli *mutualistico* e *competitivo* separati. Le frecce indicano l'autovalore detto 'somma della riga'.

b) derivazione di λ_1^A : criterio di stabilità per il modello mutualistico

Per grandi S , poiché gli a_{ij} sono indipendenti ed identicamente distribuiti dalla $|X|$, la 'somma della riga' è circa costante

$$\sum_{j=1}^S a_{ij} \approx -d + (S-1)\mathbb{E}[a_{ij}]_{i \neq j} = -d + (S-1)C\mathbb{E}[|X|].$$

Allora λ_1^A è approssimativamente uguale alla 'somma della riga', con autovettore corrispondente $\mathbf{1}$, poiché

$$A \cdot \mathbf{1} = \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^S a_{1j} \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^S a_{Sj} \end{bmatrix} \approx \begin{bmatrix} -d + (S-1)C\mathbb{E}[|X|] \end{bmatrix} \cdot \mathbf{1}.$$

La dominanza di λ_1^A segue dal *teorema di Gershgorin* [25]. Così, per S sufficientemente grande, otteniamo

$$\lambda_1^A = -d + (S-1)C\mathbb{E}[|X|]$$

e di conseguenza il criterio di stabilità ($\lambda_1^A < 0$) per il caso mutualistico risulta essere

$$\frac{(S-1)C\mathbb{E}[|X|]}{\sigma} < \frac{d}{\sigma} = \theta,$$

secondo quanto indicato in (4.6).

c) derivazione di λ_2^A : criterio di stabilità per il modello competitivo

Partiamo da un'osservazione sulla variazione degli autovalori di matrici traslate. Data A come in precedenza, $A + dI$ è non negativa e, per S sufficientemente grande, $\mathbf{1}$ è autovettore di $A + dI$ [23, SI p 11]. $A + dI - g(\mathbf{1} \cdot \mathbf{1}^T)$, $\forall g \in \mathbb{R}$, ha approssimativamente gli stessi autovalori di $A + dI$ eccetto che per l'autovalore dominante: $\lambda_1^A + d$ è sostituito da $\lambda_1^A + d - gS$. Posto che l'aggiunta di gI ad una matrice comporta solo lo spostamento 'orizzontale' degli autovalori, possiamo scrivere queste corrispondenze

$$\begin{aligned} A + (d + g)I &\rightarrow \lambda_1^A + d + g, \\ A + (d + g)I - g(\mathbf{1} \cdot \mathbf{1}^T) &\rightarrow \lambda_1^A + d + g - gS. \end{aligned}$$

Per calcolare il valore approssimato di λ_2^A , che è anche il valore sotto-dominante di A (Figura 4.2), cerchiamo il centro c ed il raggio r della distribuzione 'sinistra' degli autovalori così da avere

$$\lambda_2^A = c - r. \quad (4.8)$$

Il *centro* c della distribuzione può essere calcolato facendo una media su tutti gli autovalori di A eccetto quello dominante λ_1^A

$$c = \frac{-dS - [-d + (S - 1)C\mathbb{E}[|X|]]}{S - 1} = -d - C\mathbb{E}[|X|]. \quad (4.9)$$

Se poniamo $g = C\mathbb{E}[|X|]$, allora la distribuzione degli autovalori

$$N = A + (d + g)I - g(\mathbf{1} \cdot \mathbf{1}^T)$$

è centrata in $(0, 0)$ dal momento che $\forall i$ vale $N_{ii} = 0$.

Il *raggio* r , della distribuzione degli autovalori di A , è lo stesso del semiasse orizzontale dell'ellisse per la distribuzioni degli autovalori di N , che chiamiamo r_N . Ovvero $r_N = r$.

Per la distribuzione dei valori fuori dalla diagonale di N , otteniamo

$$\mathbb{E}[n_{ij}]_{i \neq j} = \mathbb{E}[a_{ij} - g]_{i \neq j} = \mathbb{E}[a_{ij}]_{i \neq j} - C\mathbb{E}[|X|] = 0,$$

$$Var(n_{ij})_{i \neq j} = Var(a_{ij} - g)_{i \neq j} = C(\sigma^2 + \mathbb{E}^2[|X|]) - C^2\mathbb{E}^2[|X|] = C[\sigma^2 + (1 - C)\mathbb{E}^2[|X|]],$$

$$\mathbb{E}[n_{ij}n_{ji}]_{i \neq j} = C(1 - C)\mathbb{E}^2[|X|].$$

Il raggio reale di N , per S grandi, è circa⁸ (Appendice III)

$$\begin{aligned} r_N &= \sqrt{SVar(n_{ij})_{i \neq j}} (1 + \rho) = \\ &= \sqrt{SVar(n_{ij})_{i \neq j}} \left(1 + \frac{\mathbb{E}[n_{ij}n_{ji}]_{i \neq j} - \mathbb{E}^2[n_{ij}]_{i \neq j}}{\sqrt{Var(n_{ij})_{i \neq j}} \cdot \sqrt{Var(n_{ij})_{i \neq j}}} \right). \end{aligned} \quad (4.10)$$

Così sostituendo in (4.8) l'espressione di c (4.9) e di r (4.10) otteniamo l'autovalore sotto-dominante

$$\lambda_2^A = c - r = -d - C\mathbb{E}[|X|] - \sqrt{SVar(n_{ij})_{i \neq j}} \left(1 + \frac{\mathbb{E}[n_{ij}n_{ji}]_{i \neq j}}{Var(n_{ij})_{i \neq j}} \right).$$

Da cui otteniamo, posto

$$B = (1 - C)\mathbb{E}^2[|X|],$$

il criterio di stabilità ($\lambda_2^C < 0$) per i sistemi competitivi

$$\begin{aligned} \lambda_2^C &= -\lambda_2^A - 2d = \\ &= \sqrt{S} \left(\frac{Var(n_{ij})_{i \neq j} + \mathbb{E}[n_{ij}n_{ji}]_{i \neq j}}{\sqrt{Var(n_{ij})_{i \neq j}}} \right) + C\mathbb{E}[|X|] - d = \\ &= \sqrt{S} \left(\frac{C\sigma^2 + 2CB}{\sqrt{C\sigma^2 + CB}} \right) + C\mathbb{E}[|X|] - d < 0 \end{aligned}$$

ovvero

$$\frac{\sqrt{SC}}{\sigma} \left(\frac{\sigma^2 + 2B}{\sqrt{\sigma^2 + B}} \right) + \frac{C\mathbb{E}[|X|]}{\sigma} < \frac{d}{\sigma} = \theta,$$

come riportato in (4.7).

4.1.5 Diagonali generalizzate

Finora abbiamo studiato casi in cui i valori lungo la diagonale della matrice A erano tutti $-d$. Tuttavia i risultati ottenuti nei modelli '*di May*', *p-P* e *competitivo-mutualistici accoppiati* permangono, anche al variare dei termini sulla diagonale, a patto che $\mathbb{E}[a_{ii}] = -d$ e la varianza $Var(a_{ii})$ sia piccola in

⁸Sebbene il lavoro di Sommers *et al.* [26] si limiti a dimostrare il solo caso gaussiano, noi ipotizziamo che le conclusioni valgano anche per il caso non-gaussiano. Questa ipotesi è supportata dal lavoro di Tao *et al.* [27] - dimostra tra l'altro che i risultati ottenuti valgono anche per variabili *random* indipendenti ed identicamente distribuite - e da simulazioni numeriche fatte al calcolatore.

confronto alla dimensione della rete. Infatti in questi casi la varianza degli autovalori, come già abbiamo visto, può essere scritta come [24]

$$Var(\lambda) = Var(a_{ii}) + (S - 1)\mathbb{E}[a_{ij}a_{ji}].$$

È facile vedere come, per S grandi, l'effetto di $Var(a_{ii})$ sia effettivamente trascurabile, permettendoci così di rimanere nell'ambito dei criteri derivati per il caso $a_{ii} = -d$. Si noti inoltre che, se la traccia della matrice è positiva, il sistema è instabile ma se la traccia è negativa la matrice in cui alcuni coefficienti sulla diagonale sono positivi può essere stabile.

Le matrici *competitive e mutualistiche prese separatamente* sono più sensibili alla variazione degli elementi lungo la diagonale: più grande è la $Var(a_{ii})$, più bassa è la loro probabilità di stabilità. È particolarmente facile vedere questo nel caso mutualistico: poiché tutti i coefficienti, eccetto quelli sulla diagonale, sono non-negativi, in accordo con il *teorema di Gershgorin* [25] l'autovalore dominante è $\lambda_1^A \leq \max_i(\sum_j a_{ij})$. Così la variazione di a_{ii} , alzando il valore della sommatoria rispetto al caso $a_{ii} = -d$, ha un effetto destabilizzazione sul sistema.

4.2 Strutture reali

Dopo aver studiato nel dettaglio i criteri di stabilità per i quattro modelli di sistemi ecologici ('di May', p-P, mutualistico-competitivo accoppiato e separato), vediamo come la stabilità di alcuni di loro è influenzata dall'introduzione, nelle loro strutture, di alcuni elementi 'realistici'.

4.2.1 Modello preda-predatore (a cascata e a nicchia)

Per il sistema p - P vogliamo verificare se è fondata la 'credenza' tale per cui, passando alle *realistic food web structures*, la stabilità cresce [28]. In questo tipo di modello 'realistico' le prede hanno colonne positive e righe negative, vale invece l'opposto per i predatori. Per verificare se questa variazione influenza la stabilità del sistema plottiamo gli autovalori per le reti p-P in cui le interazioni sono date da modelli a *cascata*⁹ e a *nicchia*¹⁰.

Imponendo al sistema queste strutture realistiche, produciamo autovalori con una parte reale più grande rispetto al corrispondente caso non-strutturato (Figura 4.3). Così i modelli a *cascata* e a *nicchia* producono reti che sembrano essere meno stabili dei modelli non-strutturati corrispondenti. Con un

⁹ *cascade*

¹⁰ *niche*

effetto maggiore nel modello a *nicchia*: in questo l'imposizione di una rete realistica fa sparire la stabilità.

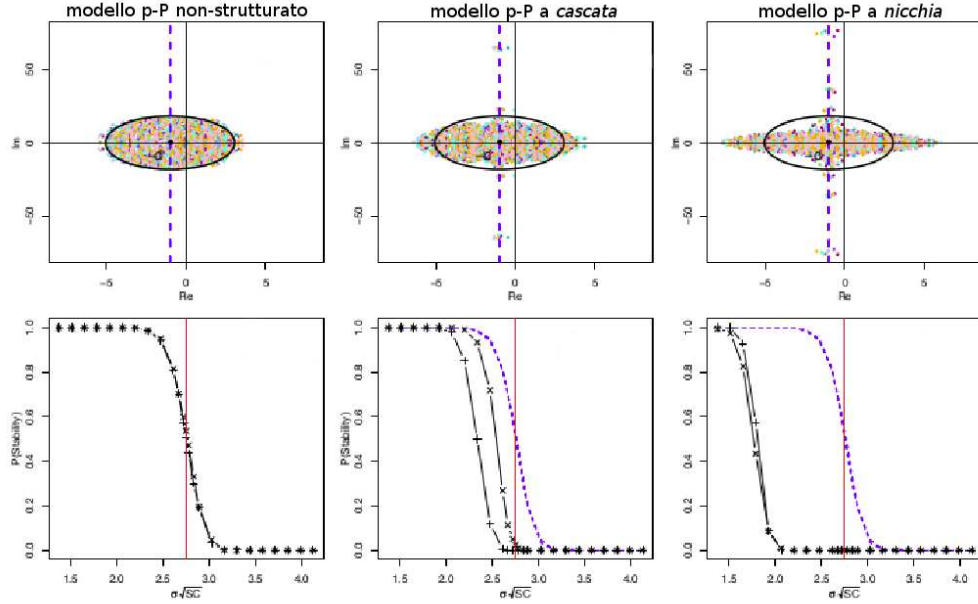


Figura 4.3: Distribuzione degli autovalori e profili di stabilità per modelli p-P. Le ellissi in nero si riferiscono al caso non-strutturato. Nel grafico sottostante si noti come nei modelli strutturati, a differenza di quello non-strutturato, la stabilità varia al variare dei valori di $C(X)$ e $\sigma(+)$.

4.2.2 Modello mutualistico (bipartito e bipartito-nestato)

Passiamo ora a studiare gli effetti delle strutture ‘realistiche’ sulle *reti mutualistiche*. Molti degli studi fatti [21] su questi modelli presentano sistemi *bipartiti*: ci sono ad esempio due tipi di nodi (piante ed impollinatori) e le interazioni avvengono esclusivamente tra specie diverse. Inoltre le reti mutualistiche bipartite tendono ad essere *annidate*¹¹: le interazioni tra gli specialisti formano un sottoinsieme di quelle dei generalisti. Si ritiene che l’annidamento generi stabilità [29]. Disegniamo gli autovalori per questi due casi (*bipartito* e *bipartito-nestato*) e confrontiamo i risultati con quelli ottenuti per il caso mutualistico non-strutturato (Figura 4.4).

¹¹*nested*

Come affermato in precedenza, la stabilità nel caso mutualistico è determinata dall'autovalore detto dalla 'somma della riga'. Il caso *bipartito* porta ad un valore della 'somma della riga' che, per larghi S , è uguale al caso non-strutturato. Non troviamo così discrepanza nella stabilità per il caso bipartito: riarrangiando le interazioni di modo che siano solo tra gruppi, non si altera dunque il valore di aspettazione dell'autovalore. Invece nel caso *nestato* alcune righe e colonne hanno somme più grandi della media (in corrispondenza di piante ed animali generalisti). Di conseguenza le matrici nestate sono meno stabili di quelle non-strutturate.

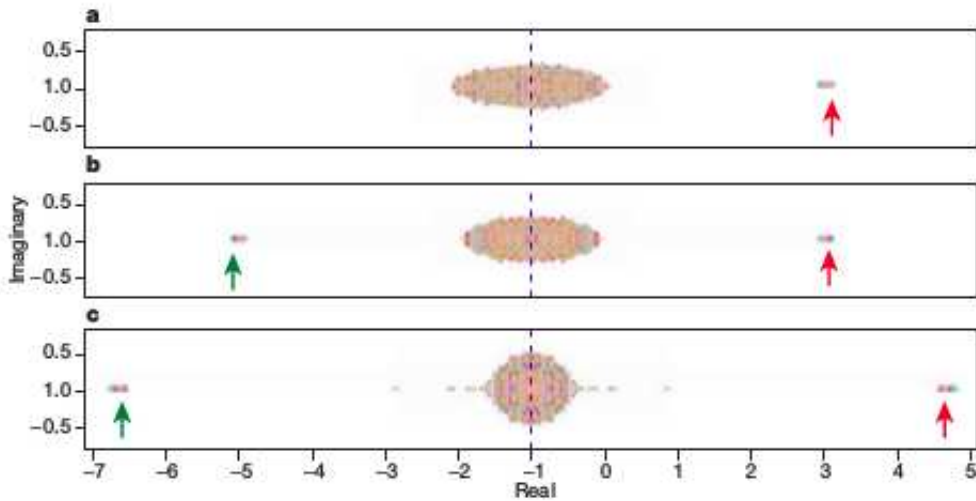


Figura 4.4: Distribuzione degli autovalori per tre tipi diversi di modelli mutualistici: a) non-strutturato, b) bipartito, c) bipartito-nestato. Si noti come in c) la 'somma della riga' è di gran lunga maggiore: il modello perde sensibilmente in stabilità.

4.2.3 Modello mutualistico (interazioni asimmetriche)

Si è detto [30] che interazioni asimmetriche, nel caso mutualistico, tendono a stabilizzare il sistema, ovvero se ad un grande a_{ij} accoppiamo un a_{ji} piccolo la stabilità aumenta. Testiamo dunque l'effetto dell'asimmetria sulla stabilità del sistema costruendo tre CM mutualistiche $A^{(1)}$, $A^{(2)}$ ed $A^{(3)}$ con grado crescente di asimmetria: dalla meno asimmetrica $A^{(1)}$ alla più asimmetrica $A^{(3)}$ [23, SI pp 14 e 16].

Poiché la stabilità nei sistemi mutualistici è unicamente determinata, come abbiamo visto, dall'autovalore detto 'somma della riga', ci aspettiamo che la

stabilità nei tre casi esaminati non cambi visto che, per S sufficientemente grande, tale somma è approssimativamente la stessa. Le simulazioni numeriche confermano questa nostra supposizione (Figura 4.5). Il raggio degli autovalori delle tre ellissi decresce al crescere dell'asimmetria del valore degli elementi

$$\mathbb{E} \left[a_{ij}^{(1)} a_{ji}^{(1)} \right]_{i \neq j} > \mathbb{E} \left[a_{ij}^{(2)} a_{ji}^{(2)} \right]_{i \neq j} > \mathbb{E} \left[a_{ij}^{(3)} a_{ji}^{(3)} \right]_{i \neq j},$$

ma il valore di aspettazione di a_{ij} , e dunque il valore della ‘somma della riga’, rimane pressoché costante. L'asimmetria modifica dunque la dinamica del sistema ma non la sua stabilità.

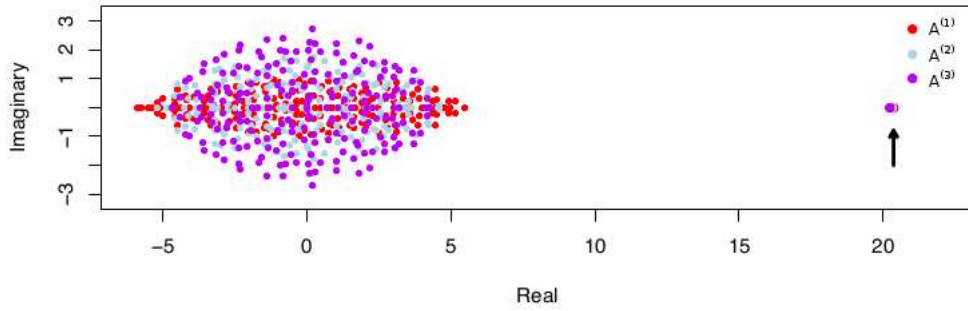


Figura 4.5: Distribuzione degli autovalori in modelli mutualistiche con gradi diversi di asimmetria nelle interazioni. La freccia indica l'autovalore maggiore che coincide, approssimativamente, con la ‘somma della riga’. Si noti come nei tre casi il valore sia pressoché uguale.

4.2.4 Osservazione conclusiva

Troviamo risultati differenti da quelli aspettati [23, SI p 17] per il fatto che finora, nello studio dei sistemi in questione, ci si è affidati alle simulazioni fatte dai calcolatori [31]. Al fine di testare la stabilità della rete, un sistema di equazioni differenziali veniva parametrizzato e integrato nel tempo. Così facendo però, di volta in volta, cambiava la rete in esame. Questo metodo infatti rende difficile isolare l'effetto sulla stabilità dovuto alla struttura del modello, dall'interazione tra la struttura e le diverse *forme funzionali specifiche*¹², la parametrizzazione e le condizioni iniziali scelte nella simulazione. Qui noi optiamo per un approccio diverso: studiamo l'effetto sulla stabilità

¹²*specific functional form*

delle *caratteristiche strutturali* dei sistemi nei quali tutte le altre variabili (grandezza, connettività, distribuzione della forza di interazione) restano invariate. Ogni rete corrisponde solo ad una composizione diversa degli stessi coefficienti. In questo modo, per lo studio della stabilità, possiamo isolare il contributo delle proprietà strutturali, come ad esempio la nestatezza, dagli altri fattori in gioco.

4.3 Le ‘interazioni deboli’

Finora ci siamo occupati degli effetti della *struttura* delle interazione sulla stabilità dei sistemi. Abbiamo visto che i risultati, talvolta inaspettati, sono stati trovati grazie all’uso di test piuttosto ‘conservativi’ per lo studio degli effetti della struttura sulla stabilità.

In questo paragrafo valutiamo il ruolo *dell’intensità della forza di interazione* sulla stabilità del sistema: come varia in corrispondenza di una distribuzione qualsiasi dei coefficienti?

Generalmente, in ambito ecologico, ci si riferisce a σ come ad una *forza media di interazione*¹³ [12]. Tuttavia σ non fornisce informazioni circa le *interazioni deboli*¹⁴ (WI) [23, MT p 3]: possiamo infatti avere la stessa σ per distribuzioni con forme diverse e così avere in proporzione diversa interazioni forti e deboli. Studiamo dunque come la forma della distribuzione influenza la stabilità del sistema a parità di S , C , d , e σ .

Se la distribuzione contiene *molte* WI il valore medio atteso è

$$\mathbb{E}[|X|] \approx 0,$$

se invece ne contiene *poché* il valore atteso è

$$\mathbb{E}[|X|] \approx \sigma.$$

Vediamo allora come varia la stabilità dei modelli analizzati al variare di $\mathbb{E}[|X|]$.

- **modello ‘di May’**

La diminuzione del valore di aspettazione $\mathbb{E}[|X|]$, dovuto all’introduzione nel sistema delle WI, non comporta variazioni alla stabilità nel modello ‘di May’. Il criterio di stabilità (4.1) infatti non contiene questo fattore.

¹³ *average interaction strenght*

¹⁴ *weak interaction*

- **modello p-P**

Nel caso p-P la diminuzione del valore di aspettazione $\mathbb{E}[|X|]$ porta alla decrescita della quantità $\theta \left(1 - \frac{\mathbb{E}^2[|X|]}{\sigma^2}\right)$ nella (4.4) e, di conseguenza, all'indebolimento della stabilità del sistema. Contrariamente a quanto comunemente affermato [32], le WI destabilizzano il sistema p-P. L'indebolimento delle interazioni, ovvero lo spostamento di $\mathbb{E}[|X|]$ verso lo zero, tende ad avvicinare il sistema p-P al modello 'di May' equivalente.

- **modello mutualistico-competitivo accoppiato**

Per lo stesso motivo appena visto, le WI tendono a stabilizzare i sistemi competitivo-mutualistici accoppiati. Si veda a questo proposito la (4.5).

Nei due paragrafi seguenti studiamo la variazione della stabilità per i modelli *p-P* e *competitivo-mutualistico accoppiato*, al variare della distribuzione statistica da cui sono prese le interazioni ovvero alla variazione della distribuzione delle WI.

4.3.1 Distribuzioni normale e uniforme a confronto

In questo paragrafo confrontiamo la *distribuzione uniforme* $X \sim \mathcal{U}[-\sigma\sqrt{3}, \sigma\sqrt{3}]$ con la *distribuzione normale* $X \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$.

Per entrambi vale

$$\mathbb{E}[X] = 0 \quad \text{e} \quad \text{Var}(X) = \sigma^2$$

ma, mentre nel *caso uniforme* troviamo

$$\mathbb{E}^{(\mathcal{U})}[|X|] = \frac{\sqrt{3}}{2}\sigma \approx 0.866\sigma,$$

nel *caso normale* abbiamo invece

$$\mathbb{E}^{(\mathcal{N})}[|X|] = \sqrt{\frac{2}{\pi}}\sigma \approx 0.798\sigma.$$

Questo significa che la distribuzione uniforme conduce in media ad interazioni più forti rispetto alla distribuzione normale. Di conseguenza, eccezion fatta per il modello 'di May', l'uso dell'una o dell'altra distribuzione comporta un effetto notevole sulla variazione della stabilità nei modelli studiati (Tabella 4.2), come visto in precedenza.

4.3.2 Distribuzione Γ

Studiamo ora il variare della stabilità dei modelli dovuta alla scelta di una distribuzione simmetrica per X dove la semi-distribuzione positiva $X|X > 0$

modelli	distrib. uniforme	distrib. normale	Γ -distrib.
p-P	$\sqrt{SC} < 4\theta$	$\sqrt{SC} < \frac{\pi}{(\pi-2)}\theta \approx 2.75\theta$	$\sqrt{SC} < (k+1)\theta$
m-c accoppiato	$\sqrt{SC} < \frac{4}{7}\theta \approx 0.571\theta$	$\sqrt{SC} < \frac{\pi}{(\pi+2)}\theta \approx 0.61\theta$	$\sqrt{SC} < \frac{k+1}{2k+1}\theta$

Tabella 4.2: Variazione della stabilità in base alla scelta della distribuzione nei modelli p-P e competitivo-mutualistico accoppiato.

ha la forma $\Gamma\left(k, \sigma\sqrt{1/(k^2+k)}\right)$, con $k > 0$, e la semi-distribuzione negativa $X|X < 0$ è la sua simmetrica. Per qualsiasi scelta arbitraria di k vale ancora, come nel caso precedente,

$$\mathbb{E}[X] = 0 \quad \text{e} \quad \text{Var}(X) = \sigma^2.$$

Al variare di k , varia la proporzione di WI all’interno del modello. Infatti, sapendo che il valore di aspettazione della forza di interazione è

$$\mathbb{E}[|X|] = k\sigma\sqrt{\frac{1}{k^2+k}} = \sigma\sqrt{\frac{k}{k+1}},$$

otteniamo

$$\text{per } k \text{ grande} \rightarrow \mathbb{E}[|X|] \approx \sigma \rightarrow \text{poche WI}$$

$$\text{per } k \text{ piccolo} \rightarrow \mathbb{E}[|X|] \approx 0 \rightarrow \text{molte WI.}$$

Il criterio di stabilità per qualsiasi scelta di k è mostrato in Tabella 4.2.

Per il sistema p-P la stabilità aumenta per k grandi (e dunque in presenza di *strong interaction*) mentre diminuisce (approssimandosi al modello ‘di May’) per $k \rightarrow 0$. Vale invece l’opposto per le reti mutualistico-competitive combinate: abbiamo un’alta probabilità di stabilità ($\sqrt{SC} < \theta$, come nel modello ‘di May’) per $k \rightarrow 0$ (in media interazioni più deboli), mentre per $k \rightarrow \infty$ (in media interazioni più forti) abbiamo $\sqrt{SC} < \theta/2$ e dunque bassa probabilità di stabilità.

In sintesi possiamo affermare, in accordo con le simulazioni numeriche (Figura 4.6) [19, SI p 21], che le WI, a parità di S , C , d e σ , destabilizzano il sistema p-P mentre stabilizzano il sistema mutualistico-competitivo sia accoppiato che isolato. Mentre non hanno effetto sul modello ‘di May’.

Queste considerazioni si estendono ad ogni tipo di distribuzione scelta per la forza di interazione.

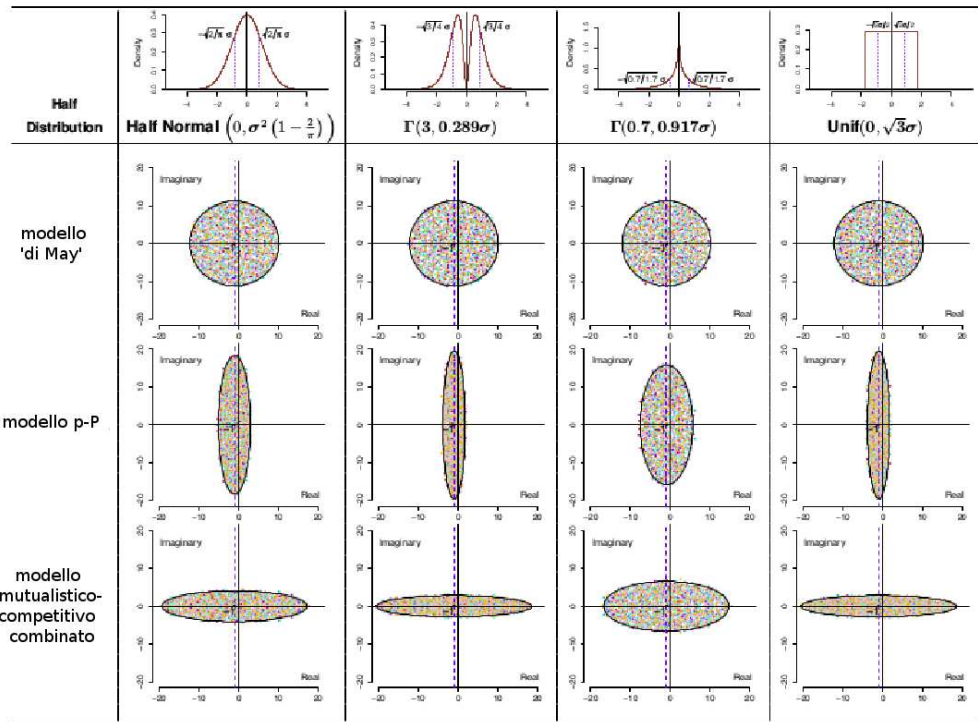


Figura 4.6: Distribuzione degli autovalori per modelli 'di May', p-P e mutualistico-competitivo accoppiato per differenti distribuzioni.

4.4 Il modello generalizzato Lotka-Volterra

Abbiamo finora visto come sistemi p-P e mutualistico-competitivi accoppiati possono essere stabilizzati cambiando il valore degli elementi fuori della diagonale e lasciando inalterati quelli lungo la diagonale. Per vedere se è possibile in pratica fare questo, studiamo il così detto modello *generalizzato Lotka-Volterra* [33]: un banco di prova molto sfruttato per comprendere il rapporto stabilità-complessità.

Partiamo dal sistema

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i}\right) N_i + \sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} N_i N_j \quad (4.11)$$

dove, per $i = 1, 2, \dots, S$, al solito N_i è il numero degli individui della i -esima popolazione al tempo t , r_i è il *tasso di crescita* intrinseco, K_i la *capacità portante* e gli elementi α_{ij} contengono sia la probabilità di incontro tra le specie sia l'effetto della j -esima specie sulla i -esima.

Supponiamo che il sistema sia ad un qualche equilibrio

$$0 = r_i \left(1 - \frac{N_i^*}{K_i}\right) + \sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} N_j^*$$

ovvero

$$N_i^* = \left(r_i + \sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} N_j^* \right) \frac{K_i}{r_i}$$

con $N_i^* > 0$ per ciascuna specie.

All'equilibrio gli elementi della CM per il nostro sistema sono

$$\begin{cases} a_{ii} &= r_i \left(1 - \frac{2N_i^*}{K_i}\right) + \sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} N_j^* = -\frac{r_i N_i^*}{K_i} \\ a_{ij} &= N_i^* \alpha_{ij} \end{cases}.$$

Verifichiamo se possiamo modificare i parametri r_i , K_i e α_{ij} così da cambiare il valore degli elementi fuori dalla diagonale, lasciando inalterata la diagonale stessa. Definiamo allora una matrice modificata A' come $a'_{ij} = \pi_{ij} a_{ij}$ con $\pi_{ii} = 1$ e $\pi_{ij} > 0$ (così da lasciare inalterati i segni). La matrice Π è la trasformazione che vogliamo applicare agli elementi fuori della diagonale del nostro sistema di partenza. Lo scopo che ci prefiggiamo è trovare un altro modello *generalizzato Lotka-Volterra* che abbia lo stesso equilibrio del precedente ma che sia descritto, attorno all'equilibrio, dalla matrice A' .

Definiamo come segue il nuovo sistema cercato come

$$\frac{d\tilde{N}_i}{dt} = r'_i \left(1 - \frac{\tilde{N}_i}{K'_i}\right) \tilde{N}_i + \sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha'_{ij} \tilde{N}_i \tilde{N}_j, \quad \text{con } i = 1, 2, \dots, S. \quad (4.12)$$

La CM per il nuovo sistema deve essere tale per cui

$$a'_{ii} = a_{ii} \quad (4.13)$$

$$a'_{ij} = \pi_{ij} a_{ij} \quad (4.14)$$

$$\tilde{N}_i^* = N_i^*. \quad (4.15)$$

Posto che il *tasso di crescita* sia

$$r'_i = \bar{\pi}_i r_i - \frac{r_i N_i^*}{K_i} (\bar{\pi}_i - 1),$$

la *capacità portante*

$$K'_i = \frac{r'_i}{r_i} K_i$$

e le *interazioni* tra le specie valgano

$$\alpha'_{ij} = \pi_{ij} \alpha_{ij},$$

dove $\bar{\pi}_i$ è definito come una media pesata

$$\bar{\pi}_i = \frac{\sum_{j=1, j \neq i}^S \pi_{ij} \alpha_{ij} N_j^*}{\sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} N_j^*},$$

allora le (4.13), (4.14) e (4.15) sono soddisfatte. Abbiamo infatti

$$(4.13) \quad a_{ii} = -\frac{r_i N_i^*}{K_i} \text{ e, per il sistema trasformato, } a'_{ii} = -\frac{r'_i \tilde{N}_i^*}{K'_i} = -\frac{r_i \tilde{N}_i^*}{K_i}.$$

$$(4.14) \quad a_{ij} = N_i^* \alpha_{ij} \text{ e, per il sistema trasformato, } a'_{ij} = \tilde{N}_i^* \alpha'_{ij} = \tilde{N}_i^* \pi_{ij} \alpha_{ij}.$$

$$(4.15) \quad \text{Se questa terza condizione è soddisfatta, lo sono anche le altre due. Per verificare che l'equilibrio rimane inalterato, basta sostituire i valori } r'_i, K'_i, \alpha'_{ij} \text{ e } \tilde{N}_i^* = N_i^* \text{ nel sistema di equazioni (4.12) così da vedere se effettivamente } \tilde{\mathbf{N}}^* = \mathbf{N}^* \text{ sia un equilibrio anche per il nuovo sistema.}$$

Troviamo

$$\begin{aligned}
\left. \frac{d\tilde{N}_i}{dt} \right|_{\tilde{N}=N^*} &= N_i^* \left(r'_i - \frac{r'_i N_i^*}{K'_i} + \sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} \pi_{ij} N_j^* \right) \\
&= N_i^* \left(\bar{\pi}_i r_i - \bar{\pi}_i \frac{r_i N_i^*}{K_i} + \sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} N_j^* \frac{\sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} \pi_{ij} N_j^*}{\sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} N_j^*} \right) \\
&= \bar{\pi}_i \left[r_i \left(1 - \frac{N_i^*}{K_i} \right) N_i^* + \sum_{j=1, j \neq i}^S \alpha_{ij} N_i^* N_j^* \right] = 0.
\end{aligned}$$

L'equilibrio per il nuovo sistema è proprio $\tilde{N}^* = N^*$ e le condizioni (4.13)-(4.15) sono dunque soddisfatte.

Questo significa che nel così detto sistema *generalizzato Lotka-Volterra* siamo in grado di cambiare a nostro piacimento la distribuzione degli elementi fuori dalla diagonale (ovvero variare la stabilità del sistema) senza modificare il punto di equilibrio (4.15) o gli elementi sulla diagonale della CM.

Capitolo 5

Conclusioni

5.1 Uno sguardo d'insieme

Nell'ultimo capitolo abbiamo formulato criteri di stabilità per reti in cui le specie interagiscono in modo non strutturato, secondo il modello 'di May', oppure con interazioni strutturate di tipo p-P, mutualistiche e competitive. I criteri trovati determinano una precisa gerarchia nella stabilità dei modelli in questione: le matrici miste sono le meno stabili, quelle 'di May' sono intermedie e le p-P sono le più stabili. Un discorso a parte deve essere fatto per i modelli competitivi e mutualistici separati: le matrici mutualistiche sono meno stabili di quelle competitive. Si noti che i risultati ottenuti sono 'universali', non dipendono cioè dai valori specifici delle relazioni ma solamente dalla media, dalla varianza e dalla correlazione della distribuzione da cui sono tratti.

Il sistema p-P si differenzia nettamente dagli altri casi. Supponiamo che una rete sia instabile: il sistema può essere stabilizzato o abbassando C , S o σ (riducendone cioè la complessità¹), oppure alzando la sua auto-interazione d . Mentre gli altri modelli possono essere stabilizzati anche modificando la distribuzione della forza di interazione degli elementi della CM fuori dalla diagonale e lasciando inalterata la diagonale stessa: la stabilità può essere raggiunta diminuendo la forza media di interazione $\mathbb{E}[|X|]$ (che comunque può essere interpretata come una riduzione della complessità). Al contrario, nel sistema p-P, le reti possono essere stabilizzate aumentando la forza delle interazioni $\mathbb{E}[|X|]$ e dunque l'accoppiamento tra le prede e i predatori. I sistemi p-P eludono le conclusioni di May e possono supportare così reti ecologiche stabili arbitrariamente grandi e complesse.

¹Questa è la linea seguita dal May: sistemi grandi e fortemente interconnessi tendono all'instabilità e possono essere stabilizzati attraverso la riduzione della complessità.

Inoltre abbiamo visto anche che *weak interaction* (WI) e *realistic structure* possono essere sia stabilizzanti che destabilizzanti, a seconda del tipo di interazione tra le specie del sistema. Nei sistemi p-P strutture realistiche ed interazioni deboli portano alla perdita della stabilità sebbene nelle catene alimentari presenti in natura, che sembrano persistere nel tempo, le interazioni deboli sono predominanti. La persistenza di queste reti può essere spiegata ricorrendo all'azione combinata tra struttura e WI.

5.2 Paradosso della complessità-stabilità?

Nonostante i risultati ottenuti nel suo lavoro [5] sembrano contraddire le osservazioni empiriche, May stesso scrive: «*There is no paradox here*» [5, p 76] ricorrendo a due argomentazioni per motivare quanto qui affermato.

In primo luogo sostiene che se è vero che l'aumento della complessità rende più instabile un sistema svantaggiandolo, è vero anche che questo può avvantaggiarlo nella misura in cui, per esempio, gli permette di sfruttare più adeguatamente le risorse che ha a disposizione. Dunque possiamo pensare che se la complessità riduce la stabilità, la stabilità favorisce la complessità. Stando alle parole del May: «*complexity and population stability may well be associated, but no casual arrow need point from complexity to stability. To the contrary, if there is a generalization, it could be that stability permits complexity*» (p 76).

In secondo luogo egli afferma che, come conseguenza dei processi di selezione naturale, gli ecosistemi reali occupano solo una piccola regione dello spazio di tutti i possibili sistemi. L'adattamento, l'apprendimento e l'evoluzione rappresentano meccanismi diversi attorno ai quali il sistema si auto-organizza in modo da massimizzare la sua possibilità di sopravvivenza. In questo senso non è detto che la *stabilità dinamica* sia la quantità più appropriata per descrivere la persistenza nel tempo dei sistemi. Infatti molti studi recenti suggeriscono che i sistemi viventi sono posti al *punto critico*² [34], [35] e [36].

5.3 Ulteriori prospettive di ricerca

Seguendo ancora il lavoro di Allesina [19, pp 69-74], concludiamo questa nostra tesi indicando tre linee di ricerca ancora aperte che possono contribuire a chiarire ulteriormente il rapporto tra stabilità e complessità negli ecosistemi.

²Non è scopo di questa tesi definire in che senso un sistema vivente può essere critico o all'*edge* della stabilità. Per questi aspetti si rimanda alle referenze citate.

5.3.1 Dinamiche di non-equilibrio

I metodi adottati sono ‘pesantemente’ condizionati dalla linerizzazione del sistema nei pressi di un possibile equilibrio. Ma è risaputo che i sistemi naturali si evolvono in situazioni di non-equilibrio e la stabilità delle popolazioni è raggiunta attraverso dinamiche complesse come i *cicli limite* e gli *attrattori caotici*.

Ci chiediamo se gli stessi criteri di stabilità delineati per sistemi all’equilibrio, valgono anche per dinamiche di non-equilibrio. Quando un punto di equilibrio diventa instabile il sistema evolve in modi differenti: può iniziare un *ciclo*, spostarsi su un altro attrattore, perdere alcune specie o produrre altri cambiamenti.

Stando alle parole di Allesina, questa ‘prima sfida’ può essere così formulata in breve: «*Can we predict the out-of-equilibrium persistence of large ecological systems using the methods developed for local stability? Under which conditions?*» [19, p 71].

5.3.2 Effetto della distribuzione dell’abbondanza delle specie

Il *sistema generalizzato Lotka-Volterra* (4.11), come abbiamo visto, fornisce una CM particolarmente semplice da studiare

$$\begin{cases} a_{ii} &= N_i^* \left(\frac{r_i}{K_i} \right) = N_i^* \alpha_{ii} \\ a_{ij} &= N_i^* \alpha_{ij} \end{cases}.$$

Per questo motivo è stato considerato il banco di prova più adatto per testare la distribuzione dell’abbondanza delle specie sulla stabilità. Questo modello ci mostra che forme particolari della distribuzione dell’abbondanza condizionano significativamente la stabilità del sistema ecologico. Ci chiediamo allora: se la matrice di interazione è una matrice *random* e gli elementi di \mathbf{N}^* sono campionati da una distribuzione in modo indipendente, qual è lo spettro degli autovalori di A ?

Ricorrendo alle parole di Allesina, questa ‘seconda sfida’ può essere così sinteticamente espressa: «*Can the eigenvalue distribution of CM be studied analytically? What is the effect of the distribution of \mathbf{N}^* on stability?*» [19, p 71].

5.3.3 Struttura della rete

La *circular law* e la *elliptic law* valgono se le matrici studiate rappresentano *random network*. Ma sappiamo che questo non è ciò che osserviamo in natura: una rete ecologica è ben diversa da un *random graph* (RG). Anzitutto nei RG troviamo un numero di connessioni per specie molto concentrato attorno alla media, mentre nelle *food web* reali sappiamo non essere così. In secondo luogo le *food web* in natura sono quasi del tutto prive di cicli e di periodi, due caratteristiche atipiche dei RG. Ancora ci aspettiamo che le *food web* presentino dei moduli (le specie possono essere divise in sottoinsiemi all'interno dei quali le connessioni sono più frequenti). Infine viene naturale pensare che le specie in natura non interagiscono con un numero infinito di altre specie, ma sappiamo invece che le leggi sulla distribuzione degli autovalori di matrici *random* richiedono che $SC \rightarrow \infty$ per $S \rightarrow \infty$. Cosa succede se mettiamo un limite al numero massimo di interazioni tra le specie, ovvero $SC \rightarrow k$ per $S \rightarrow \infty$?

Possiamo così articolare questa ‘terza sfida’, come scritto da Allesina [19, pp 73-74], in tre sottopunti:

- i) «*Can the circular/elliptic law be extended to the case of very sparse matrices, for which, as $S \rightarrow \infty$, $SC \rightarrow k$?*».
- ii) Circa i gruppi o i *cluster* (speciali o temporali) di specie interagenti ci chiediamo: «*What is the effect of modules and groups on stability?*».
- iii) «*Can we write stability criteria for consumer-resource matrices whose network structure is determined by a popular model for food web structure?*».

Appendice A

Appendici

A.1 Appendice I

In questa prima appendice riportiamo alcuni risultati utili validi in generale per gli autovalori di matrici speciali [5, pp 193-194].

A.1.1 Autovalori di matrici simmetriche ed antisimmetriche

Gli autovalori di una matrice *simmetrica* sono tutti numeri *reali*; gli autovalori di una matrice *antisimmetrica* sono tutti numeri *immaginari puri* e compaiono in coppie coniugate. Ne segue che una matrice antisimmetrica di ordine dispari ha necessariamente un autovettore uguale a zero ovvero la matrice è singolare.

A.1.2 Autovalori di $U^{-1}AU$ rispetto ad A

Sia U una matrice non singolare $m \times m$ e U^{-1} la sua inversa. Si dimostra che se A è una matrice $m \times m$ gli autovalori della matrice $U^{-1}AU$ sono identici a quelli di A .

Dimostrazione. Gli autovalori λ di $U^{-1}AU$ sono dati dall'equazione

$$\det(U^{-1}AU - \lambda I) = \det((U^{-1})(A - \lambda I)(U)) = 0.$$

Poiché il determinante del prodotto è il prodotto dei determinanti otteniamo

$$\det(A - \lambda I) = 0.$$

così gli autovettori λ sono identici a quelli della matrice A . □

Corollario A.1. *Supponiamo che V sia una matrice $m \times m$ simmetrica non singolare e A una matrice $m \times m$ simmetrica [antisimmetrica]. In generale la matrice VA non è simmetrica [antisimmetrica]. Tuttavia rimane vero che gli autovalori di VA sono tutti reali [immaginari puri].*

Dimostrazione. Consideriamo la matrice simmetrica $V^{1/2}$ il cui quadrato è V e con inversa $V^{-1/2}$. Per quanto appena visto, sappiamo che

$$V^{1/2}AV^{1/2} = (V^{-1/2})(VA)(V^{1/2})$$

ha gli stessi autovalori di VA . Inoltre se A è simmetrica [antisimmetrica] lo è anche $V^{1/2}AV^{1/2}$. Di conseguenza gli autovalori di VA sono reali [immaginari]. \square

Ci siamo serviti del presente risultato nel paragrafo 3.2.1 laddove V era la matrice diagonale con i valori delle popolazioni $v_{ij} = N_i \delta_{ij}$.

A.1.3 Condizioni necessarie per la stabilità

Abbiamo visto che la condizione necessaria e sufficiente affinché un sistema sia stabile è che i suoi autovalori giacciono sul semipiano sinistro del piano dei complessi (ovvero abbiano parte reale minore di zero).

Più in generale, per una matrice A $m \times m$ di elementi a_{ij} , possiamo affermare che la somma dei suoi autovalori vale

$$\text{somma degli autovalori} = \sum_{i=1}^m a_{ii} \equiv \text{tr}(A),$$

ed il loro prodotto

$$\text{prodotto degli autovalori} = \det(A).$$

Così una condizione (necessaria ma non sufficiente) che è soddisfatta in caso di autovalori tutti con parte reale negativa è

$$\text{tr}(A) < 0.$$

Nel caso speciale in cui valga $\text{tr}(A) = 0$, o almeno un autovalore giace sul semipiano destro (il sistema è instabile) oppure tutti gli autovalori sono numeri immaginari puri (caso della *neutral stability*).

A.2 Appendice II

In questa seconda appendice proviamo che, per sistemi competitivi (3.7) simmetrici (3.8), data la forma quadratica

$$Q(t) = \sum_{i,j=1}^S \left(N_i(t) - N_i^* \right) \alpha_{ij} \left(N_j(t) - N_j^* \right) \quad (\text{A.1})$$

vale:

$$\frac{dQ(t)}{dt} \leq 0. \quad (\text{A.2})$$

Infatti differenziando la (A.1) otteniamo

$$\frac{dQ(t)}{dt} = \sum_{i,j=1}^S \left[\frac{dN_i}{dt} \alpha_{ij} N_j + N_i \alpha_{ij} \frac{dN_j}{dt} - \frac{dN_i}{dt} \alpha_{ij} N_j^* - N_i^* \alpha_{ij} \frac{dN_j}{dt} \right].$$

Facendo uso dell'equazione (3.7) e della relazione (3.8) otteniamo

$$\begin{aligned} \frac{dQ(t)}{dt} &= \sum_{i,j=1}^S \left[N_i \left(\sum_k \alpha_{ik} N_k^* \right) \alpha_{ij} N_j - N_i \left(\sum_k \alpha_{ik} N_k \right) \alpha_{ij} N_j + \right. \\ &+ N_i \alpha_{ij} N_j \left(\sum_k \alpha_{jk} N_k^* \right) - N_i \alpha_{ij} N_j \left(\sum_k \alpha_{jk} N_k \right) - \\ &- N_i \left(\sum_k \alpha_{ik} N_k^* \right) \alpha_{ij} N_j^* + N_i \left(\sum_k \alpha_{ik} N_k \right) \alpha_{ij} N_j^* - \\ &- N_i^* \alpha_{ij} N_j \left(\sum_k \alpha_{jk} N_k^* \right) + N_i^* \alpha_{ij} N_j \left(\sum_k \alpha_{jk} N_k \right) \Big] = \\ &= - \sum_{i,j,k} \left[N_i \alpha_{ik} \left(N_k - N_k^* \right) \alpha_{ij} \left(N_j - N_j^* \right) + \right. \\ &+ \left. \left(N_i - N_i^* \right) \alpha_{ij} N_j \alpha_{jk} \left(N_k - N_k^* \right) \right]. \end{aligned} \quad (\text{A.3})$$

Sfruttando la (3.8), possiamo riscrivere quanto ottenuto in forma compatta

$$\frac{dQ(t)}{dt} = -2 \sum_{i=1}^S N_i(t) \left[J_i(t) \right]^2 \quad (\text{A.4})$$

dove abbiamo definito

$$J_i(t) = \sum_{k=1}^S \alpha_{ik} \left(N_k(t) - N_k^* \right).$$

Poiché il valore delle popolazioni N_i non può essere negativo e la quantità tra parentesi quadre nella (A.4) è elevata al quadrato, allora vale la (A.2). L'uguaglianza ($dQ/dt = 0$) si ottiene se, e solo se, tutti i J_i sono zero ovvero al punto di equilibrio dove le popolazioni hanno valore N_i^* .

A.3 Appendice III

A.3.1 Circular law e stabilità

L'analogo della legge formulata da Wigner [37] detta *semicircle law*, sulla distribuzione degli autovalori delle matrici simmetriche, per le matrici non-simmetriche è detta *circular law*. Tra le molte formulazioni, scegliamo quella proposta da Tao *et al.* in un lavoro del 2010 [27].

Teorema A.1 (Circular law). *Sia M una matrice $S \times S$, le cui entrate sono variabili random indipendenti e identicamente distribuite con media zero e varianza uno. Allora l'insieme degli autovalori di M/\sqrt{S} converge alla distribuzione sul disco unitario per $S \rightarrow \infty$.*

Si noti che l'enunciato del teorema non specifica il tipo di distribuzione da cui i coefficienti sono presi: si richiede solo che sia a media zero e abbia varianza uno. Per una proprietà del teorema che va sotto il nome di *universalità*, qualsiasi sia la distribuzione scelta, per S sufficientemente grande, la distribuzione degli autovalori della matrice riscalata M/\sqrt{S} , converge in ogni caso ad un disco uniforme di raggio unitario¹.

La Figura A.1 riporta alcuni esempi numerici del teorema enunciato: essa mostra la disposizione degli autovalori di una matrice 1000×1000 i cui ingressi sono campionati rispettivamente da una distribuzione normale $\mathcal{N}(0, 1)$ e da una uniforme $\mathcal{U}[-\sqrt{3}, \sqrt{3}]$ ciascuna con media zero e varianza uno. I grafici (a) e (b) riportati in figura mostrano come in entrambi i casi gli autovalori di M/\sqrt{S} sono distribuiti in un cerchio di raggio unitario nel piano complesso.

Dunque per S sufficientemente grande, tutti gli autovalori di M sono approssimativamente distribuiti in un disco nel piano complesso centrato in $(0, 0)$ e di raggio $r_x = \sqrt{S}$. Così, se definiamo λ_1 l'autovalore massimo della distribuzione, risulta essere

$$Re[\lambda_1] \approx \sqrt{S}.$$

¹Non si trascuri il fatto che la *circular law* descrive il comportamento solo del *bulk* degli autovalori della matrice riscalata M/\sqrt{S} nel limite $S \rightarrow \infty$. Dato che ogni autovalore contribuisce solo per $1/S$ alla densità (quantità che diviene trascurabile per $S \rightarrow \infty$) della distribuzione, il fatto che si riscontri una convergenza del *bulk* al disco unitario non significa necessariamente che tutti gli autovalori siano contenuti al suo interno.

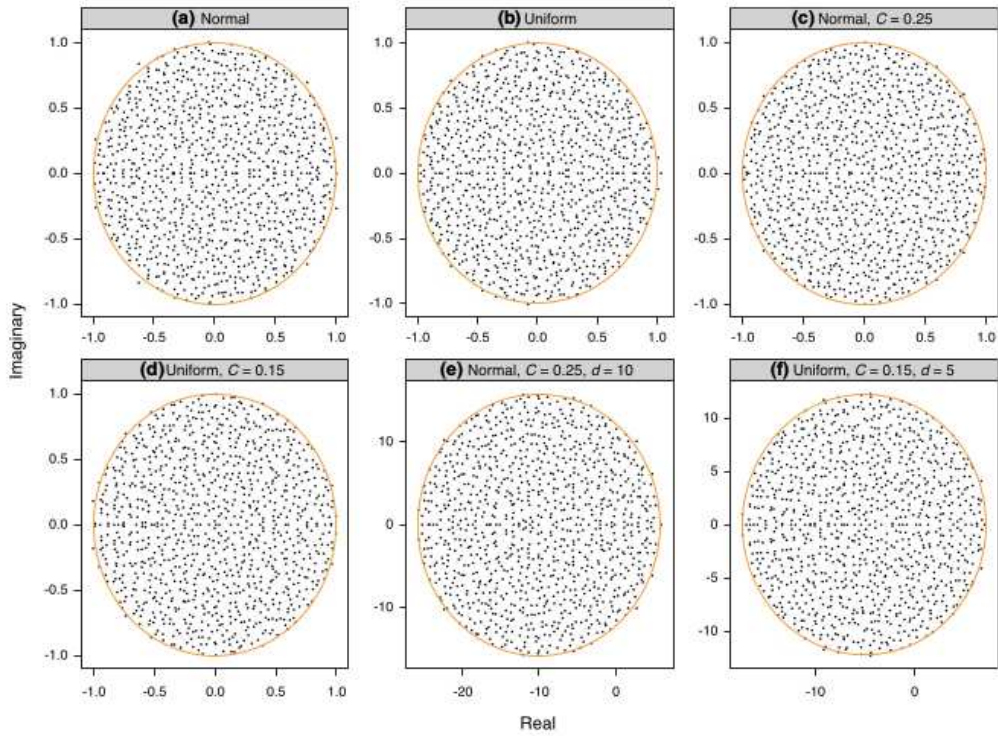


Figura A.1: **Circular law**. In (a) e (b) sono riportati, nel piano complesso, gli autovalori della matrice M/\sqrt{S} rispettivamente per la distribuzione normale $\mathcal{N}(0, 1)$ e per quella uniforme $\mathcal{U}[-\sqrt{3}, \sqrt{3}]$. In (c) e (d) riportiamo gli autovalori della matrice M/\sqrt{SC} , col valore di C riportato in figura, per le stesse due distribuzioni. In (e) e (f) sono stati inseriti i valori sulla digonale della matrice $d = 10$ e $d = 5$ rispettivamente.

I risultati trovati dal May [5] si ottengono rilassando le condizioni espresse dal teorema sopra enunciato.

- (i) Se la varianza delle entrate indipendenti ed identicamente distribuite è $\sigma^2 > 0$ e non uno, come richiesto dal teorema, possiamo riscalarla la matrice - dividendo ciascuna entrata per σ - in modo da ricondurci al caso di varianza unitaria. La *circular law* in questo contesto porta, per S sufficientemente grande, ad una stima di

$$Re[\lambda_1] \approx \sigma\sqrt{S}.$$

La varianza delle entrate, $V = Var(m_{ij}) = \sigma^2$, agisce come un fattore di scala per il disco formato dagli autovalori di M : comparato con il caso in cui la varianza è uno, il raggio ora è moltiplicato per il fattore $\sqrt{V} = \sigma$.

- (ii) Il secondo passo prende le mosse dalla considerazione che un sistema ecologico ha generalmente un numero di connessioni molto basso. La maggior parte dei coefficienti nella CM sono dunque zero e solo un piccolo numero è diverso da zero. L'universalità della *circular law*, il fatto cioè che non dipenda dalla specifica distribuzione scelta, ci permette di affrontare questo aspetto: possiamo pensare che le entrate della CM siano zero con probabilità $1 - C$ e, con probabilità C , siano campionate da una qualsiasi distribuzione a media zero e varianza σ^2 . Mentre la media degli m_{ij} rimane inalterata, essendo ancora zero, la varianza diventa invece $C\sigma^2$. Secondo quanto affermato nel punto precedente, le entrate della matrice $M/\sqrt{C\sigma^2}$ hanno ancora varianza unitaria e così il raggio del disco (Figura A.1(c-f)) risulta ora essere

$$Re[\lambda_1] \approx \sigma\sqrt{SC}.$$

- (iii) Da ultimo consideriamo la dipendenza degli autovalori dagli elementi sulla diagonale di M . Sappiamo che questi elementi riguardano l'effetto della singola popolazione su se stessa. Sappiamo inoltre che valori negativi portano all'auto-regolazione all'interno della stessa specie. Poiché la diagonale di una matrice determina la media dei suoi autovalori, ovvero

$$Tr(M) = \sum_{i=1}^S m_{ii} = \sum_{i=1}^S \lambda_i,$$

allora gli autovalori hanno lo stesso valor medio degli elementi sulla diagonale che, nel nostro caso, denotiamo con $-d$. Se nel caso proposto

da May $d = 1$, per la *circular law*, visto che gli elementi sulla diagonale sono tratti dalla stessa distribuzione di tutti gli altri, la loro media è zero.

Facilmente si prova che la sottrazione di una quantità costante dagli elementi sulla diagonale comporta lo spostamento della distribuzione degli autovalori della quantità sottratta. Si prenda una matrice A : i suoi autovalori possono essere ottenuti dalla soluzione per λ dell'equazione $\det(\lambda I - A) = 0$. Denotiamo dunque gli autovalori di A con $\lambda_i^{(A)}$. Prendiamo ora la matrice $B = A - dI$, cioè una matrice identica ad A ma con elementi sulla diagonale $b_{ii} = a_{ii} - d$. Gli autovalori di questa matrice si ottengono da

$$\det(\lambda I - B) = \det(\lambda I - A + dI) = \det[(\lambda + d)I - A] = 0.$$

Da cui $\lambda_i^{(A)} = \lambda_i^{(B)} + d$ ovvero $\lambda_i^{(B)} = \lambda_i^{(A)} - d$: gli autovalori di B sono dunque uguali a quelli di A , spostati di $-d$. La forma della distribuzione degli autovalori dunque non cambia: essa è solo traslata orizzontalmente.

Abbiamo studiato la *circular law* per il caso in cui tutte le entrate della matrice, comprese quelle sulla diagonale, sono campionate da una stessa distribuzione. Dimostrazioni numeriche attestano che anche se prendessimo gli elementi della diagonale da una distribuzione diversa da quella degli altri elementi, con media zero e varianza $\sigma_d^2 < \infty$, il risultato qualitativamente non cambia: nel limite $S \rightarrow \infty$ la *circular law* è rispettata.

Abbiamo così trovato il risultato ottenuto dal May [5, p 65]. Data una CM i cui coefficienti fuori dalla diagonale sono zero con probabilità $1 - C$ e con probabilità C sono campionati da una distribuzione a media zero e varianza σ^2 , essendo $-d$ i termini sulla diagonale, allora, per S grande, gli autovalori sono uniformemente distribuiti in un disco centrato in $-d$ e di raggio $\sigma\sqrt{SC}$. La stabilità del sistema si ottiene se l'autovalore più grande ha parte reale negativa ovvero

$$\operatorname{Re}[\lambda_1] \approx \sigma\sqrt{SC} - d < 0 \quad \rightarrow \quad \sigma\sqrt{SC} < d.$$

Vogliamo ora studiare l'effetto prodotto sulla disposizione degli autovalori se la media della distribuzione degli elementi non diagonali della matrice è diversa da zero. Questo caso è particolarmente importante in natura visto che l'effetto di una specie su un'altra generalmente non è uguale al suo reciproco. Studiamo dunque il caso in cui gli elementi fuori dalla diagonale sono

campionati con probabilità C da una distribuzione a media μ e varianza σ^2 , e zero altrimenti. Perciò

$$E = \mathbb{E}[m_{ij}] = C\mu.$$

Le entrate sulla diagonale, al solito, valgono $-d$. Notiamo come una matrice che ha la somma delle righe costanti ammette autovettore $\mathbf{1}$ e come autovalore corrispondente la somma degli elementi di riga. Se M è una matrice *random*, con entrate fuori dalla diagonale indipendenti ed identicamente distribuite e con entrate sulla diagonale identiche, sebbene le somme delle righe non siano costanti hanno comunque ugual valore di aspettazione

$$\mathbb{E} \left[\sum_j m_{ij} \right] = -d + (S-1)\mathbb{E}[m_{ij}] = -d + (S-1)E \quad (\text{A.5})$$

per ogni i . In accordo con la legge dei grandi numeri, quando M è grande, la media delle righe tende ad essere la stessa. Così, per S sufficientemente grande, uno degli autovalori di M sarà vicino al valore di aspettazione della ‘somma della riga’ dato dalla (A.5). Gli altri $(S-1)$ autovalori, come si vede anche dalle simulazioni numeriche, sono ancora uniformemente distribuiti sul disco.

Un disco tuttavia che ora è leggermente spostato per il fatto che la media dei valori sulla diagonale è ancora $-d$. Per trovare il nuovo centro, dato dalla media degli $S-1$ valori, basta sottrarre $-d + (S-1)E$ dalla somma totale degli autovalori che è $-dS$ e dividere per $S-1$. Ciò significa che l’autovalore più ‘a destra’ è collocato approssimativamente in $-(d+E) + \sqrt{SV}$ dove $-(d+E)$ è il centro del disco e \sqrt{SV} il raggio stimato. Dobbiamo inoltre ricalcolare la varianza dei valori di M fuori dalla diagonale che risulta essere²

$$V = \text{Var}(m_{ij}) = \mathbb{E}[m_{ij}^2] - E^2 = C(\sigma^2 + \mu^2) - C^2\mu^2 = C[\sigma^2 + (1-C)\mu^2].$$

Possiamo ora stimare il valore di $\text{Re}[\lambda_1]$ per il caso di distribuzione con media diversa da zero, sempre che S sia sufficientemente grande:

I caso: $\mu < 0$ (in questo caso $-d + (S-1)E < 0$ poiché $E < 0$).

L’autovalore di M più ‘a destra’ corrisponde al punto più a destra del disco (Figura A.2(a)). In questo caso abbiamo che l’autovalore massimo vale

$$\text{Re}[\lambda_1] \approx -d - E + \sqrt{SV}.$$

II caso: $\mu > 0$.

Possiamo avere due situazioni:

²Sia $\mathbb{E}[X] = \mu$ e $\text{Var}(X) = \sigma^2$ allora abbiamo $\mathbb{E}[X^2] = \mathbb{E}[(X + \mu - \mu)^2] = \mathbb{E}[(X - \mu)^2] + 2\mu\mathbb{E}[X - \mu] + \mathbb{E}[\mu^2] = \sigma^2 + \mu^2$.

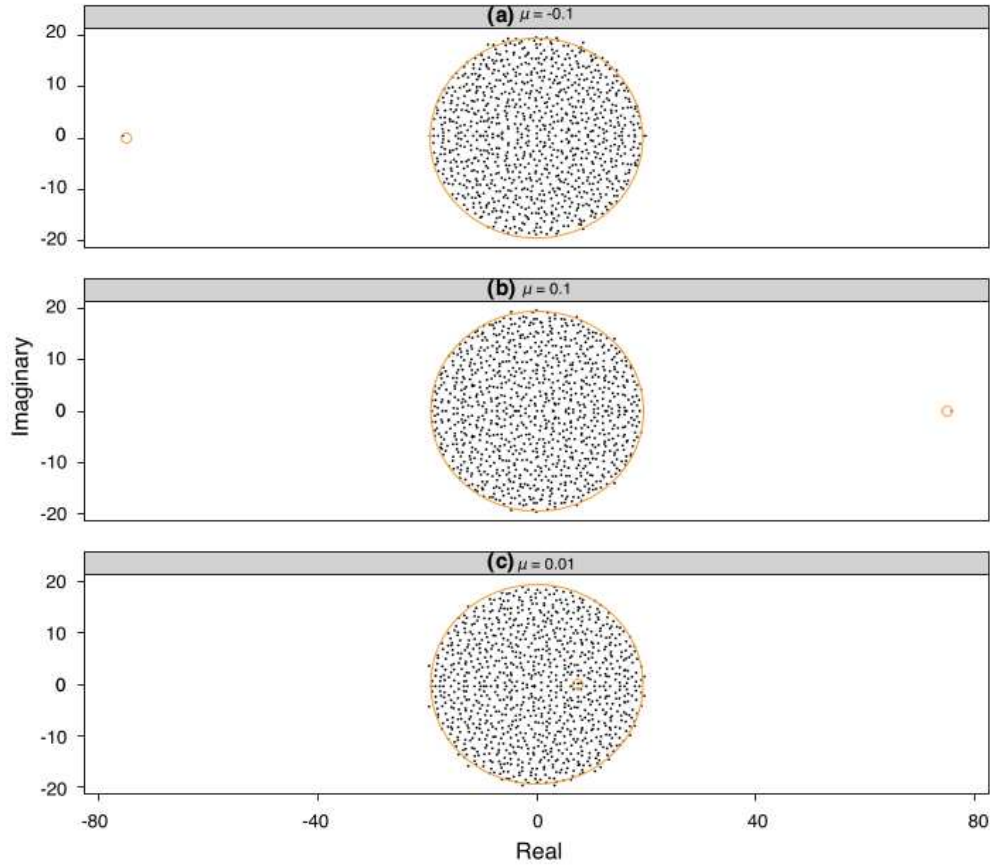


Figura A.2: Distribuzione degli autovalori di M matrice 1000×1000 le cui entrate sono zero con probabilità $1 - C$ e con probabilità C sono campionate da una distribuzione normale con media μ e varianza σ^2 . I tre casi fanno riferimento a tre valori di μ diversi: in **(a)** e **(b)** appaiono gli autovalori detti ‘somma della riga’. In **(c)** invece cade dentro al disco. Si noti come il centro del disco sia leggermente spostato dallo zero per il fatto che $\mu \neq 0$.

- (i) o la ‘somma della riga’ è grande abbastanza da mandare un autovalore a destra del disco (Figura A.2(b)), e in questo caso l’autovalore maggiore è

$$Re[\lambda_1] \approx -d + (S - 1)E,$$

- (ii) oppure cade anch’essa all’interno del disco (Figura A.2(c)), ed in questo caso l’autovalore maggiore è

$$Re[\lambda_1] \approx -d - E + \sqrt{SV}.$$

Concludiamo riscrivendo in forma compatta il criterio di stabilità che tenga conto di tutti e tre i casi possibili

$$\begin{aligned} & \max \left\{ \sqrt{SV} - E, (S - 1)E \right\} = \\ & = \max \left\{ \sqrt{SC \left[\sigma^2 + (1 - C)\mu^2 \right]} - C\mu, (S - 1)C\mu \right\} < d. \end{aligned}$$

A.3.2 Elliptic law e stabilità

Nelle matrici trattate finora gli elementi sopra e sotto la diagonale sono indipendenti ed identicamente distribuiti. Ma, come abbiamo visto, nelle relazioni ecologiche spesso le interazioni tra le specie sono accoppiate: possono essere, per citare le più comuni, di tipo p-P oppure mutualistiche o competitive.

In tutti questi casi, e nelle loro combinazioni, l’elemento di matrice m_{ij} non è più indipendente dall’elemento m_{ji} . Prendiamo ad esempio il caso p-P: per ogni $m_{ij} < 0$, che rappresenta l’effetto ‘negativo’ del j -esimo predatore sull’ i -esima preda, ci aspettiamo un $m_{ji} > 0$ che descriva l’effetto ‘positivo’ della i -esima preda sul j -esimo predatore. Per modellizzare la dinamica delle popolazioni sarà dunque importante campionare gli elementi della CM a coppie. Questo conduce alla formulazione dell’*elliptic law* [19], la generalizzazione della *circular law* al caso in cui i coefficienti (presi a coppie) sono campionati da una distribuzione bivariata³.

Teorema A.2 (Elliptic law). *Sia M una matrice $S \times S$ i cui coefficienti fuori dalla diagonale sono scelti a coppie indipendenti da una distribuzione*

³Date due variabili aleatorie X e Y , definite sullo stesso spazio di probabilità, si definisce *distribuzione congiunta* la distribuzione di probabilità associata al vettore (X, Y) . Nel caso di due sole variabili, si parla di *distribuzione bivariata*, mentre nel caso di più variabili si parla di *distribuzione multivariata*.

bivariata marginale⁴ con media zero, varianza uno e correlazione $\mathbb{E}[m_{ij}m_{ji}] = \rho$. Allora, per $S \rightarrow \infty$, la distribuzione degli autovalori di M/\sqrt{S} converge ad una distribuzione uniforme su un'ellisse centrata in $(0, 0)$ con semiasse orizzontale di lunghezza $1 + \rho$ e con semiasse verticale di lunghezza $1 - \rho$.

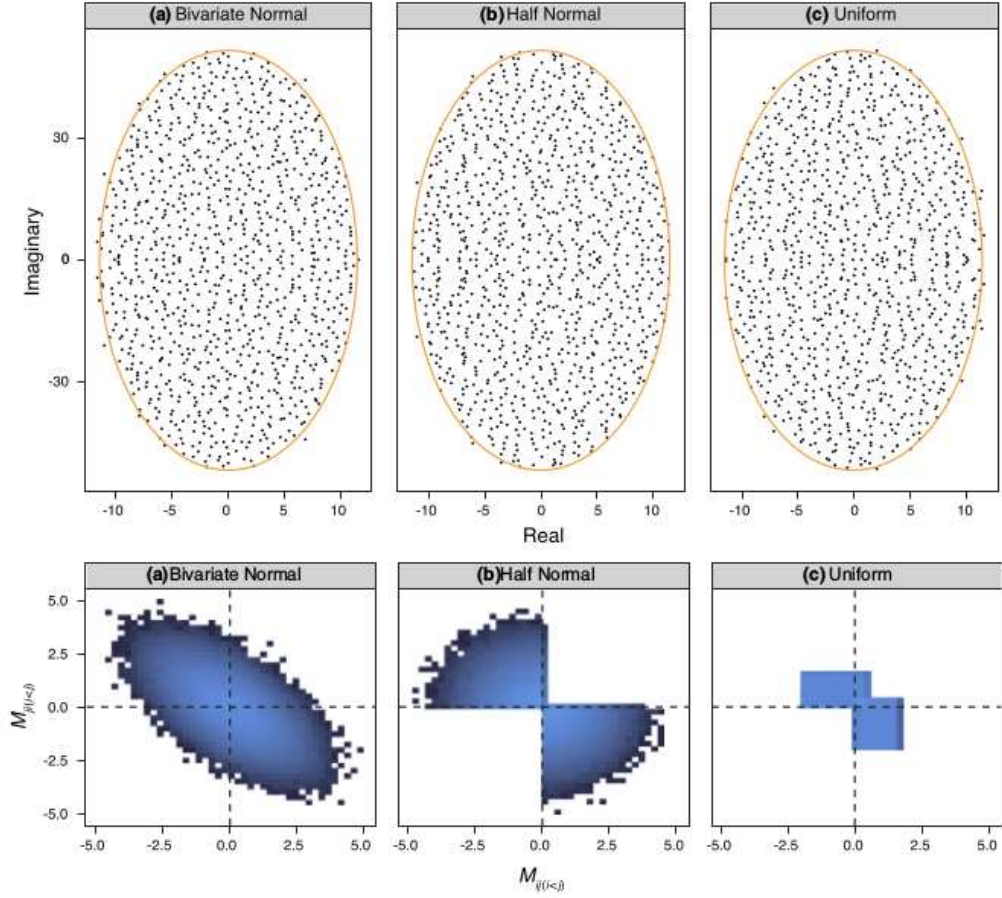


Figura A.3: **Elliptic law**. In (a) autovalori di M , matrice 1000×1000 , con zero sulla diagonale e coefficienti (m_{ij}, m_{ji}) fuori dalla diagonale campionati dalla distribuzione bivariata normale. In (b) come (a) ma, per ogni coppia di coefficienti, uno è campionato dalla distribuzione seminormale positiva $|\mathcal{N}(0, 1)|$ e l'altro da quella negativa. In (c) come in (a) e (b) ma i coefficienti di ciascuna coppia sono presi l'uno dalla distribuzione uniforme $\mathcal{U}[0, 2x]$ e l'altro da $\mathcal{U}[-y - x, y - x]$.

⁴La *distribuzione marginale* di un sottoinsieme di una collezione di variabili casuali è la distribuzione di probabilità delle variabili contenute nel sottoinsieme.

La Figura A.3(a) ne dà un'illustrazione. Proprio come la *circular law*, anche la *elliptic law* può essere generalizzata tenendo conto di 1) matrici parzialmente connesse, 2) elementi sulla diagonale diversi da zero, 3) elementi fuori dalla diagonale presi da una distribuzione (bivariata marginale) con media diversa da zero e 4) matrici con elementi $-d$ sulla diagonale.

Supponiamo ad esempio di porre gli elementi delle coppie $(m_{ij}, m_{ji})_{i \neq j}$ con probabilità $(1 - C)$ uguali a $(0, 0)$ e con probabilità C campionati da una distribuzione bivariata con media $\boldsymbol{\mu}$ e matrice di covarianza Σ

$$\boldsymbol{\mu} = \begin{bmatrix} \mu \\ \mu \end{bmatrix}, \quad \Sigma = \begin{bmatrix} \sigma^2 & \tilde{\rho}\sigma^2 \\ \tilde{\rho}\sigma^2 & \sigma^2 \end{bmatrix}.$$

Gli elementi sulla diagonale sono posti uguali a $-d$. Come prima siamo alla ricerca di due autovalori: uno dato dalla 'somma della riga' e uno che è il valore più 'a destra' dell'ellisse. A questo fine calcoliamo i valori statistici rilevanti per gli elementi fuori dalla diagonale:

la media

$$E = \mathbb{E}[m_{ij}] = C\mu,$$

la varianza

$$V = \text{Var}(m_{ij}) = C[\sigma^2 + (1 - C)\mu^2],$$

e la correlazione per i coefficienti fuori dalla diagonale

$$\rho = \frac{\mathbb{E}[m_{ij}m_{ji}] - \mathbb{E}^2[m_{ij}]}{\text{Var}(m_{ij})} = \frac{\tilde{\rho}\sigma^2 + (1 - C)\mu^2}{\sigma^2 + (1 - C)\mu^2}.$$

Poiché è ugualmente probabile che ciascun elemento fuori dalla diagonale provenga da un componente qualsiasi della distribuzione bivariata, allora il valore della 'somma della riga' atteso è, come nel caso della *circular law*, $-d + (S - 1)E$ in accordo con la (A.5). Procedendo come nel paragrafo precedente, troviamo che l'ellisse è centrata in $-(d + E)$ ed ha semiasse orizzontale $\sqrt{SV}(1 + \rho)$. Servendosi di questa notazione il criterio di stabilità diventa [38]

$$\max \left\{ \sqrt{SV}(1 + \rho) - E, (S - 1)E \right\} < d.$$

Nelle applicazioni della *elliptic law*, di cui ci occupiamo nel quarto capitolo del presente lavoro, mostriamo come, modellizzando una catena alimentare in cui gli elementi non-zero hanno segno opposto $(-+)$, la correlazione negativa ($\rho < 0$) comporta la stabilizzazione del sistema. Per esempio in Figura A.3(b) si vede la distribuzione degli autovalori di una matrice in cui, per ogni coppia di elementi diversa da zero, un coefficiente è preso da una semi-distribuzione normale positiva $|\mathcal{N}(0, 1)|$ e l'altro da una negativa $-|\mathcal{N}(0, 1)|$.

Dato che $E = 0$, $V = 1$ e $\rho = -2/\pi$, il segno degli elementi accoppiati produce una correlazione negativa che stabilizza il sistema. Inoltre per la proprietà di ‘universalità’ ogni distribuzione bivariata con la stessa matrice di covarianza conduce allo stesso risultato, come illustrato negli esempi di Figura A.3.

Bibliografia

- [1] R. Cook, A. Sinclair, and G. Stefansson, "Potential collapse of north sea cod stocks," *Nature*, vol. 385, no. 6616, p. 521, 1997.
- [2] D. Pauly, V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, and F. Torres, "Fishing down marine food webs," *Science*, vol. 279, no. 5352, pp. 860–863, 1998.
- [3] A. M. Liebhold, J. A. Halverson, and G. A. Elmes, "Gypsy moth invasion in north america: a quantitative analysis," *Journal of Biogeography*, pp. 513–520, 1992.
- [4] M. Iannelli, *Introduzione alla teoria matematica delle popolazioni. Appunti del corso di Biomatematica*. www.science.unitn.it/~anal1/biomat, Anno Accademico 2008/2009.
- [5] R. M. May, *Stability and complexity in model ecosystems*, vol. 6. Princeton University Press, 1973.
- [6] G. Benettin, *Appunti per il Corso di Fisica Matematica*. www.math.unipd.it/~benettin, ultima revisione: 1 marzo 2016.
- [7] E. Odum, "Fundamentals of ecology. philadelphia: Saunders.. 1969. the strategy of ecosystem development," *Science*, vol. 164, p. 262270, 1953.
- [8] J. Quirk and R. Ruppert, "Qualitative economics and the stability of equilibrium," *The Review of Economic Studies*, vol. 32, no. 4, pp. 311–326, 1965.
- [9] J. Dempster, "The analysis of biological populations: by mark williamson. edward arnold ltd, london: xi+ 180 pp., 1972.," 1974.
- [10] S. Hubbell, "Populations and simple food webs as energy filters. ii. two-species systems," *American Naturalist*, pp. 122–151, 1973.

- [11] M. R. Gardner and W. R. Ashby, "Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability," *Nature*, vol. 228, p. 784, 1970.
- [12] R. M. May, "Will a large complex system be stable?," *Nature*, vol. 238, pp. 413–414, 1972.
- [13] J. Alfred, *Elements of physical biology*. Williams And Wilkins Company, 1925.
- [14] V. Volterra, *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. C. Ferrari, 1927.
- [15] R. M. May, "Stability in multispecies community models," *Mathematical Biosciences*, vol. 12, no. 1, pp. 59–79, 1971.
- [16] R. MacArthur, "Species packing and competitive equilibrium for many species," *Theoretical population biology*, vol. 1, no. 1, pp. 1–11, 1970.
- [17] N. Franklin Joel, *Matrix theory*. Prentice-Hall, 1968.
- [18] K. S. McCann, "The diversity–stability debate," *Nature*, vol. 405, no. 6783, pp. 228–233, 2000.
- [19] S. Allesina and S. Tang, "The stability–complexity relationship at age 40: a random matrix perspective," *Population Ecology*, vol. 57, no. 1, pp. 63–75, 2015.
- [20] J. Bascompte and P. Jordano, "Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity," *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, vol. 38, pp. 567–593, 2007.
- [21] J. Bascompte, P. Jordano, C. J. Melián, and J. M. Olesen, "The nested assembly of plant–animal mutualistic networks," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 100, no. 16, pp. 9383–9387, 2003.
- [22] S. Allesina and M. Pascual, "Food web models: a plea for groups," *Ecology letters*, vol. 12, no. 7, pp. 652–662, 2009.
- [23] S. Allesina and S. Tang, "Stability criteria for complex ecosystems," *Nature*, vol. 483, no. 7388, pp. 205–208, 2012.
- [24] J. Jorgensen, A. M. Rossignol, C. J. Puccia, R. Levins, and P. A. Rossignol, "On the variance of eigenvalues of the community matrix: derivation and appraisal," *Ecology*, vol. 81, no. 10, pp. 2928–2931, 2000.

- [25] S. A. Gershgorin, “Über die abgrenzung der eigenwerte einer matrix,” *Izv. Akad. Nauk SSSR Otd.*, no. 6, pp. 749–754, 1931.
- [26] H. Sommers, A. Crisanti, H. Sompolsky, and Y. Stein, “Spectrum of large random asymmetric matrices,” *Physical review letters*, vol. 60, no. 19, p. 1895, 1988.
- [27] T. Tao, V. Vu, M. Krishnapur, *et al.*, “Random matrices: universality of esds and the circular law,” *The Annals of Probability*, vol. 38, no. 5, pp. 2023–2065, 2010.
- [28] P. Yodzis, “The stability of real ecosystems,” *Nature*, vol. 289, no. 5799, pp. 674–676, 1981.
- [29] U. Bastolla, M. A. Fortuna, A. Pascual-García, A. Ferrera, B. Luque, and J. Bascompte, “The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity,” *Nature*, vol. 458, no. 7241, pp. 1018–1020, 2009.
- [30] J. Bascompte, P. Jordano, and J. M. Olesen, “Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance,” *Science*, vol. 312, no. 5772, pp. 431–433, 2006.
- [31] E. Thébault and C. Fontaine, “Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks,” *Science*, vol. 329, no. 5993, pp. 853–856, 2010.
- [32] K. McCann, A. Hastings, and G. R. Huxel, “Weak trophic interactions and the balance of nature,” *Nature*, vol. 395, no. 6704, pp. 794–798, 1998.
- [33] M. E. Gilpin, “Stability of feasible predator-prey systems,” *Nature*, vol. 254, pp. 137–139, 1975.
- [34] C. Adami, “Self-organized criticality in living systems,” *Physics Letters A*, vol. 203, no. 1, pp. 29–32, 1995.
- [35] T. Mora and W. Bialek, “Are biological systems poised at criticality?,” *Journal of Statistical Physics*, vol. 144, no. 2, pp. 268–302, 2011.
- [36] J. Hidalgo, J. Grilli, S. Suweis, M. A. Muñoz, J. R. Banavar, and A. Maritan, “Information-based fitness and the emergence of criticality in living systems,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 111, no. 28, pp. 10095–10100, 2014.

- [37] E. P. Wigner, “On the distribution of the roots of certain symmetric matrices,” *Annals of Mathematics*, pp. 325–327, 1958.
- [38] S. Tang, S. Pawar, and S. Allesina, “Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks,” *Ecology letters*, vol. 17, no. 9, pp. 1094–1100, 2014.